

150634970

PNAA 0245

**BIOLOGÍA, IDENTIFICACIÓN Y CONTROL  
DE LOS NEMATODOS DE NÓDULO DE LA RAÍZ**  
(*Especies de Meloidogyne*)

A.L. TAYLOR, *Nematólogo Consultor*  
y J.N. SASSER, *Investigador Principal*



Una publicación cooperativa entre el Departamento de  
Fitopatología de la Universidad del Estado de  
Carolina del Norte

y

la Agencia de Estados Unidos para el Desarrollo Internacional

Impreso por Artes Gráficas de la Universidad del Estado de Carolina del Norte

1983

i

## PREFACIO

El propósito principal de este libro es ayudar a cumplir las principales metas del Proyecto Internacional de *Meloidogyne*, entre los cuales están: 1) incrementar la producción de cultivos alimenticios de importancia económica en los países en desarrollo; 2) mejorar la capacidad de protección de los cultivos en los países en desarrollo; 3) avanzar en el conocimiento de uno de los más importantes grupos de nematodos parásitos de plantas en el mundo.

El cumplimiento de estas metas dependerá ampliamente de 70 colaboradores que trabajan en siete grandes regiones geográficas del mundo. El presente libro es una compilación que ayudará a unificar los esfuerzos de investigación sobre este grupo principal de pestes de los cultivos.

Obviamente este libro no cubre con profundidad el tema; únicamente se ha tratado de presentar lo esencial, basándose en la literatura y en la experiencia propia, y presentando una estimación de la relativa importancia de varias de las especies descritas en la agricultura mundial y su distribución. Se ha dado en esta obra mucho énfasis a la identificación, variabilidad y medidas prácticas de control. Los autores recomiendan a los lectores de este libro deseosos de más información, que estudien las referencias específicas citadas y hagan uso de varias de las excelentes revisiones que tratan de los nematodos del nódulo.

Para facilitar la identificación, en este libro se ha intentado reunir en un solo documento lo conocido en relación con la morfología de las diferentes especies, y se han reproducido numerosas ilustraciones de las descripciones originales. En el texto se da énfasis a los caracteres considerados como ventajosos en la identificación rutinaria de especies. Además, se ha destacado la importancia del uso de toda la información disponible para obtener una identificación. Esto incluye localidad de la colección, respuesta de hospederos diferenciales incluyendo el tipo de las agallas producidas, morfología y citogenética.

El libro puede ser útil para el Proyecto y para sus colaboradores, en sus compromisos de capacitación de nuevos estudiantes. También puede ser útil para investigadores de otras disciplinas que colaboran en el desarrollo de estrategias de control tomando en cuenta los recursos más fácilmente disponibles en los países en desarrollo.

La literatura citada es sólo una parte de la cuantiosa cantidad publicada sobre el género *Meloidogyne*, y el presente libro se ha basado principalmente en aquellas publicaciones que cubren puntos específicos que era necesario ilustrar y varias áreas generales que se deseaba destacar.

Se espera que este trabajo permita una mayor expansión de la investigación, lo cual proporcionará mejores respuestas a numerosos problemas no resueltos con los cuales los lectores están familiarizados, y que sea la base para un libro más completo y definido en el futuro.

Los autores expresan su agradecimiento a los nematólogos y demás científicos que han contribuido directa o indirectamente para obtener la información presentada. También, a varios funcionarios de la Agencia para el Desarrollo Internacional que han hecho posible el Proyecto Internacional de *Meloidogyne* y este libro.

Especial agradecimiento a la Sra. Josephine Taylor quien realizó el mecanografiado preliminar y a la Sra. Joyce Denmark, quien organizó los archivos de literatura e hizo la mayor parte del mecanografiado final de este manuscrito.

El Dr. J. L. Starr, de la Universidad Estatal de Carolina del Norte, leyó totalmente el libro e hizo sugerencias útiles con referencia a su organización y contenido. Los autores le expresan su agradecimiento especial; sin embargo, asumen toda la responsabilidad por cualquier error de hecho o interpretación.

## VERSION AL ESPAÑOL

En relación con esta versión al español, los autores agradecen al Departamento de Nematología y Entomología y al Departamento de Capacitación y Comunicaciones del Centro Internacional de la Papa (CIP), Lima, Perú, por la traducción de este libro al español y por la preparación final para su impresión; así como a la "FMC Corporation" por proporcionar fondos para ayudar a cubrir los costos de producción.

**Artes Gráficas de la Universidad del Estado  
de Carolina del Norte**

**Casilla Postal N° 5517  
Raleigh, Carolina del Norte 27607  
Estados Unidos**

**Para información sobre la disponibilidad de esta publicación,  
ponerse en contacto con:**

**Dr. J.N. Sasser, Departamento de Fitopatología  
de la Universidad del Estado de Carolina  
del Norte  
Raleigh, Carolina del Norte 27607  
Estados Unidos**

**Impreso en Estados Unidos**

## CONTENIDO

Prefacio .....	ii
1. El género <i>Meloidogyne</i> (nematodo del nódulo de la raíz) .....	1
I. Introducción .....	1
A. Historia .....	1
B. Pérdidas causadas en cultivos por nematodos fitoparásitos y organismos asociados .....	1
II. Clasificación zoológica del género <i>Meloidogyne</i> .....	2
III. Especies del género <i>Meloidogyne</i> Goeldi, 1887 .....	2
A. Lista de especies descritas .....	2
B. Taxonomía de las especies de <i>Meloidogyne</i> .....	3
IV. Distribución mundial de las especies de <i>Meloidogyne</i> .....	3
V. Morfología y desarrollo de las especies de <i>Meloidogyne</i> .....	4
A. Ciclo de vida — preparásitico .....	4
B. Ciclo de vida — parasítico .....	5
C. Morfología — adultos .....	7
D. Reproducción .....	7
E. Anatomía .....	9
VI. Duración del ciclo de vida .....	9
A. Influencia de la temperatura .....	9
B. Tiempo de vida .....	11
C. Efecto de la humedad .....	11
2. Relación entre las especies de <i>Meloidogyne</i> y las plantas .....	13
I. Plantas hospederas susceptibles y resistentes .....	13
II. Especificidad hospedera a las especies <i>Meloidogyne</i> .....	15
3. Histología y patogénesis .....	17
I. Formación de células gigantes y agallas .....	17
A. El núcleo en las células gigantes .....	17
B. El citoplasma de las células gigantes .....	18
II. Diferencias entre la formación de células gigantes y la formación de agallas .....	18
A. Plantas susceptibles .....	18
B. Reacción de plantas resistentes e inmunes .....	18
III. Resumen .....	19
4. Efectos de la infección por <i>Meloidogyne</i> en el crecimiento de las plantas .....	21
I. Efectos físicos .....	21
A. Acortamiento y deformación de las raíces .....	21
B. Disminución de la eficiencia radicular .....	21
II. Efectos fisiológicos .....	23
III. Predisposición .....	23
A. <i>Fusarium</i> .....	23
B. <i>Fusarium</i> y <i>alternaria</i> .....	23
C. <i>Phytophthora</i> .....	23
D. <i>Verticillium</i> .....	24
E. <i>Rhizoctonia</i> .....	24
F. <i>Helminthosporium</i> .....	24
G. <i>Pythium</i> , <i>Curvularia</i> , <i>Botrytis</i> , <i>Aspergillus</i> , <i>Penicillium</i> y <i>Trichoderma</i> .....	24
H. Bacterias .....	25
I. Microflora .....	25
J. Resumen .....	25

5.	Variación fisiológica en las especies de <i>Meloidogyne</i> .....	27
	I. Definiciones y terminología de razas biológicas .....	27
	II. Variación entre poblaciones de <i>Meloidogyne</i> .....	27
	III. Caracterización adicional de poblaciones colectadas en regiones geográficas ampliamente separadas .....	28
	A. <i>M. incognita</i> .....	29
	B. <i>M. javanica</i> .....	29
	C. <i>M. hapla</i> .....	29
	D. <i>M. arenaria</i> .....	29
	E. Discusión .....	29
	IV. Variación fisiológica dentro de las poblaciones de <i>Meloidogyne</i> .....	29
	A. <i>M. incognita</i> .....	30
	B. <i>M. hapla</i> .....	30
	C. <i>M. naasi</i> .....	30
	D. Persistencia de poblaciones aberrantes .....	30
	E. Discusión .....	30
	V. Resumen .....	31
6.	Ecología de las especies de <i>Meloidogyne</i> .....	33
	I. Supervivencia de los huevos y larvas en el suelo .....	33
	A. Temperatura del suelo .....	33
	B. Humedad del suelo .....	34
	C. Textura del suelo .....	34
	D. Otros factores del suelo .....	35
7.	Mejoramiento de cultivares de plantas para resistencia a las especies de <i>Meloidogyne</i> .....	37
	I. Introducción .....	37
	A. Naturaleza de la resistencia .....	37
	B. Herencia de la resistencia a las especies de <i>Meloidogyne</i> .....	37
	II. Incrementos del rendimiento debido al mejoramiento para resistencia .....	37
8.	Identificación de especies de <i>Meloidogyne</i> de climas fríos .....	41
	I. Introducción .....	41
	A. Agrupamiento de especies .....	41
	II. Especies de climas fríos .....	42
	A. <i>M. hapla</i> .....	42
	B. Especies que infectan plantas leñosas .....	42
	C. Especies parásitas de gramíneas .....	42
9.	Identificación de las especies <i>Meloidogyne</i> de climas cálidos .....	57
	I. Introducción .....	57
	II. Descripciones de las especies .....	57
	A. Especies con muchas plantas hospederas .....	57
	B. Especies que atacan café .....	63
	C. Especies que infectan otras plantas leñosas .....	71
	D. Especies que atacan gramíneas .....	72
	E. Especies parásitas de la soya .....	73
	F. Especies registradas en otras plantas hospederas .....	74
	III. Resumen .....	87
	A. Enfoque de identificación .....	87
	B. Técnica de identificación .....	87
10.	Control integrado de especies de <i>Meloidogyne</i> .....	89
	I. Introducción .....	89

II.	Principios generales para el control de especies de <i>Meloidogyne</i> .....	89
A.	Suelo .....	89
B.	Métodos especiales para el control de especies de <i>Meloidogyne</i> .....	90
C.	Material de propagación .....	91
III.	Programas integrados para el control de nematodos .....	92
A.	Cultivos anuales .....	92
B.	Cultivos perennes .....	93
IV.	Control biológico .....	94
A.	Revisiones .....	94
B.	Hongos predadores y endozoicos .....	94
C.	Nematodos predadores .....	95
D.	Artrópodos predadores .....	95
E.	Gusanos predadores .....	95
F.	Protozoarios parásitos .....	95
V.	Otros métodos de control .....	95
A.	Cuarentenas .....	95
B.	Electricidad .....	95
11.	Nematicidas .....	97
I.	Introducción .....	97
A.	El aspecto económico de los nematicidas .....	97
B.	Fumigantes del suelo .....	97
C.	No fumigantes y sistémicos .....	98
D.	Fitotoxicidad y especificidad .....	98
E.	Efecto de las poblaciones de nematodos .....	98
F.	Residuos .....	99
II.	Aplicación de nematicidas en campos agrícolas .....	99
A.	Tratamiento total .....	99
B.	Tratamiento por hileras .....	99
C.	Tratamiento por puntos .....	100
Apéndice 1.	Identificación de especies de <i>Meloidogyne</i> .....	101
I.	Prueba de hospederos diferenciales de Carolina del Norte .....	101
A.	Introducción .....	101
B.	Procedimiento .....	101
C.	Identificación .....	102
D.	Limitaciones de la prueba de hospederos diferenciales .....	102
II.	Prueba estandarizada de hospederos .....	103
III.	Identificación por microscopio .....	103
A.	Hembras .....	103
B.	Larvas .....	105
C.	Patrones perineales .....	105
D.	Machos .....	105
Apéndice 2.	Obtención de grandes cantidades de huevos y larvas .....	106
I.	Para pruebas de hospederos, programas de mejoramiento, pruebas bioquímicas y experimentos .....	106
A.	De raíces que muestran pocas masas de huevos .....	106
B.	De raíces que muestran muchas masas de huevos .....	106
Apéndice 3.	Prueba de plantas para resistencia .....	106
I.	Pruebas preliminares .....	106
II.	Pruebas de campo .....	106
Referencias	.....	107

## EL GENERO MELOIDOGYNE\* (NEMATODO DEL NODULO DE LA RAIZ)

### I. INTRODUCCION

#### A. Historia

Hace 100 años, en agosto de 1877, en la provincia de Río de Janeiro, Brasil, Jobert (1878) al observar árboles de café enfermos encontró raíces fibrosas con numerosas agallas, algunas de ellas terminales, otras a lo largo de la raíz y, otras, más escasas, en las raíces laterales. Las agallas terminales eran piriformes, puntiagudas y frecuentemente encorvadas (ver figura 9.12). Las más grandes eran del tamaño de una arveja pequeña y contenían "quistes" de paredes hialinas. También tenían huevos elípticos encerrados en membranas hialinas que contenían pequeños animales vermiformes. Notó que los gusanos emergían de los huevos, salían de las raíces y se encontraban en grandes cantidades en el suelo. Aparentemente Jobert no tuvo tiempo de realizar estudios más amplios antes de escribir su informe.

Diez años después, Göldi\*\* (1887) investigó el mismo problema y publicó un documento de 105 páginas acerca de la enfermedad de los cafetales. El señaló al nematodo del nódulo de la raíz *Meloidogyne exigua* como la causa de la enfermedad y como la especie característica de un nuevo género.

Estas fueron las primeras investigaciones sobre una especie de *Meloidogyne* como causante de una enfermedad importante en un cultivo económico.

Posteriormente, la especie y el género fueron sinonimizados primero con *Heterodera radicola* y después con *Heterodera marioni*, hasta que fueron restablecidos por Chitwood (1949) quien también describió o redescibió las cuatro especies más comunes y ampliamente distribuidas: *M. incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* y *M. hapla*.

El informe de Chitwood (1949) fue publicado cuando los nematocidas estaban siendo desarrollados y probados. Los experimentos con nematocidas comprobaron que *Meloidogyne* spp. (nematodo del nódulo de la raíz) y otros nematodos eran fitoparásitos económicamente importantes y que su control era frecuentemente seguido por un gran incremento de producción del cultivo. El número de fitonematólogos creció y consecuentemente aumentó el de publicaciones acerca de *Meloidogyne* spp.

\* Nota sobre la pronunciación y derivación: Mel'oid o gyne del Griego melón (manzana o calabaza) + oeides, oíd (semejante) + gyne (mujer o hembra) = hembra como manzana. El acento está en la segunda sílaba.

\*\* La escritura correcta del nombre Suizo-Alemán es Göldi, generalmente escrito Goeldi en la literatura nematológica.

Una parte importante de esta investigación demuestra que además del daño directo a los cultivos, las especies de *Meloidogyne* y las enfermedades fungosas y bacterianas que predisponen, son la principal causa de enfermedades previsibles de plantas y de pérdidas en el rendimiento de los cultivos, en las regiones más cálidas del mundo. En climas fríos las pérdidas son menores (Sasser, 1977).

Desde que se estableció el Proyecto Internacional de *Meloidogyne*, se ha progresado notablemente la investigación cooperativa mundial sobre *Meloidogyne* spp. Un importante logro del Proyecto fue presentado en una ponencia de Sasser y Triantaphyllou (1977) en la XVI Reunión Anual de la Sociedad de Nematólogos. Los autores dieron a conocer resultados de pruebas de hospederos diferenciales en Carolina del Norte (ver el Apéndice 1) de 180 poblaciones recogidas por colaboradores del proyecto en varios países de Norte y Sur América, Asia y Europa. Se encontró una notable uniformidad en la reacción de hospedero para poblaciones de *M. incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* y *M. hapla*, además de la similitud de los patrones perineales de las respectivas especies. Estudios citogenéticos del modo de reproducción, número de cromosomas y comportamiento de los cromosomas durante la maduración de los oocitos también indicaron uniformidad de las especies a nivel mundial. Los resultados esenciales de ese trabajo de investigación están dados en el Capítulo 5 de este libro.

Especialmente importante fue la confirmación de la existencia de solamente cuatro razas ampliamente distribuidas de *M. incognita*, dos razas de *M. arenaria*, una raza de *M. javanica* y una raza de *M. hapla*. Eventualmente, esta confirmación de la uniformidad específica conduciría a simplificar enormemente los esquemas de rotación para el control del nematodo del nódulo de la raíz; a procedimientos simplificados para el mejoramiento de cultivares resistentes al nódulo de la raíz, y a un mayor entendimiento del nematodo del nódulo de la raíz, una de las enfermedades de plantas más distribuidas en el mundo.

#### B. Pérdidas Causadas en Cultivos por Nematodos Fitoparásitos y Organismos Asociados

En un período aproximado de veinte años, el Servicio de Extensión en Carolina del Norte (Estados Unidos) ha coleccionado excelentes datos de parcelas experimentales y demostrativas sobre la pérdida de las cosechas de tabaco (*Nicotiana tabacum*) debido a los nematodos y a las pestes asociadas en el suelo. En 1976 hubo 15 ensayos de campo y demostraciones en "problemas de cam-

pos". Los experimentos consistían en parcelas repetidas tratadas con varios nematocidas y comparadas con parcelas testigo, las cuales no habían recibido nematocidas. En cada experimento se podía comparar el promedio de producción de las cuatro parcelas replicadas del tratamiento con el de las de producción más alta y con el de las parcelas testigo. El promedio de los testigos en los 15 experimentos fue 75,5% de la producción más alta. En otras palabras, la falta de tratamiento para controlar los nematodos y las plagas asociadas costaría al agricultor el 24,5% de su producción potencial.

Por tratarse de campos problemáticos, no se puede afirmar que son representativos. Sin embargo, es interesante notar que en un estado donde los nematocidas se usaron en 85% de la tierra sembrada con tabaco, en 1976, fue posible encontrar campos donde la producción fue sólo 75,5% del rendimiento potencial. En 1976, en Carolina del Norte, los cultivadores de tabaco gastaron aproximadamente US \$ 19 000 000 en tratamiento químico del suelo (US \$ 13 900 000 en sustancias químicas y US \$ 5 100 000 en mano de obra) con grandes esperanzas de obtener buenas utilidades (Todd, 1976a).

Tales datos animan a creer que las pérdidas de cultivo estimadas mundialmente, debidas a *Meloidogyne* y a otros nematodos, es de más o menos 5%. Esta cifra no significaría mucho si estuviese distribuida equitativamente. Pero no es así: la mayor parte de la pérdida afecta a quienes menos pueden soportarla, es decir, a los pequeños agricultores de los países en desarrollo. Sus pérdidas pueden ser de 25% a 50% sobre grandes áreas de tierras de cultivo.

## II. CLASIFICACION ZOOLOGICA DEL GENERO MELOIDOGYNE

Las especies de *Meloidogyne* conforman una pequeña parte del Phylum Nemata (o Nematoda) el cual incluye parásitos del hombre y los animales, parásitos de plantas, y especies que viven en el suelo, el agua fresca y el mar. Pertenecen a la clase Secernentea, Orden Tylenchida, Superfamilia Tylenchoidea, y familia Meloidogynidae (Wouts, 1973).

## III. ESPECIES DEL GENERO MELOIDOGYNE GOELDI, 1887

### A. Lista de Especies Descritas

Hasta fines de 1976, por lo menos 36 especies del género *Meloidogyne* han sido nominadas y descritas suficientemente bien para satisfacer las reglas internacionales de Nomenclatura Zoológica (Cuadro 1.1). Estas probablemente son una pequeña parte de las especies de *Meloidogyne* que llegarán a

ser descritas. Solamente unas pocas regiones del mundo han sido examinadas detenidamente para detectar especies de *Meloidogyne* en campos de cultivo. Gran parte de los bosques y otras áreas no cultivadas todavía no han sido exploradas. Es razonablemente cierto que la mayor parte de las especies económicamente importantes son conocidas. Aproximadamente en orden de distribución y daño que ocasionen al cultivo, estas especies son: *M. incognita*, *M. javanica*, *M. hapla* y *M. arenaria*.

### Cuadro 1.1. Especies de *Meloidogyne*<sup>1</sup>

1. *M. acrita* (Chitwood, 1949) Esser, Perry y Taylor 1976
2. *M. acrona* Coetzee 1956
3. *M. africana* Whitehead, 1960<sup>2</sup>
4. *M. ardenensis* Santos, 1968<sup>3</sup>
5. *M. arenaria* (Neal, 1889) Chitwood, 1949
6. *M. artillia* Franklin, 1961
7. *M. bauruensis* (Lordello, 1956) Esser, Perry y Taylor, 1976
8. *M. brevicauda* Loos, 1953
9. *M. coffeicola* Lordello y Zamith, 1960
10. *M. deculinea* Whitehead, 1968
11. *M. deconincki* Elmiligy, 1968
12. *M. ethiopica* Whitehead, 1968
13. *M. exigua* Goeldi, 1887
14. *M. graminicola* Golden y Birchfield, 1965
15. *M. graminis* (Sledge y Golden, 1964) Whitehead, 1968
16. *M. hapla* Chitwood, 1949
17. *M. incognita* (Kofoid y White, 1919) Chitwood, 1949
18. *M. indica* Whitehead, 1968
19. *M. inornata* Lordello, 1956
20. *M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949
21. *M. kikuyensis* de Grisse, 1960
22. *M. kirjanovae* Terenteva, 1965
23. *M. litoralis* Elmiligy, 1968
24. *M. lordelloi* da Ponte, 1969
25. *M. lucknowica* Singh, 1969
26. *M. mali* Itoh, Ohshima y Ichinohe, 1969
27. *M. megadora* Whitehead, 1968
28. *M. megriensis* (Pogosyan, 1971) Esser, Perry y Taylor, 1976
29. *M. microtyla* Mulvey, Townhend y Potter, 1975
30. *M. naasi* Franklin, 1965
31. *M. oteifae* Elmiligy, 1968
32. *M. ottersoni* (Thorne, 1969) Franklin, 1971
33. *M. ovalis* Riffle, 1963
34. *M. poghossiana* Kirjanova, 1963<sup>4</sup>
35. *M. spartinae* (Rau y Fassuliotis, 1965) Whitehead, 1968
36. *M. tadshikistanica* Kirjanova e Ivanova, 1965
37. *M. thamesi* (Chitwood, 1952, en Chitwood, Specht y Havis) Goodey, 1963

1. Al 1° de Enero de 1977.
2. Impresa en Nematológica 4(4): 272-278, fechado Diciembre 1959, pero no publicada hasta el 15 de Enero de 1960. Ver: "Fechas de Publicación de Nematológica 6(1): 88. 1961.
3. Esta fue publicada en 1968. Ver publicación original, Nematológica 13 (1967): 593-598 (publicada en 1968).
4. *Species inquirenda*.

## B. Taxonomía de las Especies de *Meloidogyne*

Desafortunadamente, la dificultad para identificar las especies es el factor que más contribuye a confundir la taxonomía del género *Meloidogyne*. Triantaphyllou y Hussey (1973) han discutido este asunto, señalando que el estudio de la morfología y anatomía no ha sido adecuado para explicar las relaciones dentro del género. "La caracterización de formas morfológicas no ha proporcionado una definición objetiva de lo que constituye una especie en *Meloidogyne*. Experimentos y estudios citológicos recientes han demostrado que muchos miembros del género *Meloidogyne* se reproducen por partenogénesis (Triantaphyllou, 1970). Esto significa que el concepto de especie biológica no puede ser aplicado a *Meloidogyne*, o al menos hacerlo con algunas aclaraciones." Solamente se conoce una especie no descrita de Carolina del Norte que se reproduce exclusivamente por anfimixis. Algunas otras se reproducen tanto por anfimixis como por partenogénesis meiótica. Sin muchas implicaciones teóricas, el concepto de especie biológica se puede aplicar a especies que se reproducen por anfimixis. Hace falta investigación para determinar si las especies mencionadas son potencialmente aisladas en cuanto a su reproducción.

La partenogénesis en *M. incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* y a veces en *M. hapla* es del tipo mitótico, sin meiosis durante la oogenesis; el número somático ( $2n$ ) de cromosomas es mantenido durante la maduración de los oocitos. La partenogénesis es obligatoria. Como no hay un concepto definitivo de especie para organismos con partenogénesis obligatoria, las especies son entidades subjetivas, basadas en la morfología y hasta cierto punto en la reacción del hospedero. Desde el ángulo práctico, cada una de estas especies partenogenéticas consiste en un gran número de poblaciones de campo que comparten algunas características comunes de valor taxonómico. El número básico de cromosomas del género es 18 y se han encontrado poblaciones de *M. hapla* con número haploide de cromosomas  $n = 15, 16$  y  $17$ . Los números somáticos para *M. javanica* son  $2n = 43, 44, 46$  y  $48$ . *M. arenaria* tiene  $2n = 36$  y  $3n = 54$  y *M. incognita* tiene  $2n = 41$  a  $44$ .

Debido a la falta de una mejor clasificación y por conveniencia, en esta publicación, todas las formas nombradas en el Cuadro 1.1 se mencionan como especies de *Meloidogyne*; aunque es evidente que los taxónomos declararán como sinónimos o dividirán algunas de ellas y colocarán otras en diferentes géneros.

Uno de los objetivos del Proyecto Internacional de *Meloidogyne* es recolectar especímenes e información necesaria para aclarar la taxonomía del género. Con una mejor descripción de la morfología

de las especies, un mayor conocimiento de rangos de hospederos y una investigación citológica adicional, será posible correlacionar rangos de hospederos y la morfología para los nematodos del nódulo de la raíz más comunes.

Mientras tanto, quienes trabajan con nematodos del nódulo de la raíz deben considerar que es posible cometer errores en la identificación. La mayor parte de la literatura en que se usan los nombres de *Heterodera marioni* (Cornu, 1879) Goodey, 1932 y *Caconema radicola* (Greef, 1872) Cobb, 1924, y que fue publicada antes de 1949, es de poco valor porque los autores creían que sólo existía una especie de nematodo del nódulo de la raíz. Sin duda, desde 1949 se han cometido errores similares en cuanto a la creencia de que sólo existen 5 ó 6 especies de *Meloidogyne*.

## IV. DISTRIBUCION MUNDIAL DE LAS ESPECIES DE *MELOIDOGYNE*

No se conocen los hábitats originales de las especies de *Meloidogyne*. La amplia distribución del material vegetal infectado por el nematodo del nódulo de la raíz dificulta distinguir entre las especies nativas de una región y ya adaptadas desde hace tiempo para vivir allí, especies importadas adaptadas a un clima y capaces de existir indefinidamente, y especies importadas capaces de sobrevivir sólo unos cuantos meses o unos cuantos años. Se sabe lo suficiente como para hacer ciertas aseveraciones sumamente probables, aunque con restricciones y excepciones.

En climas fríos, donde el promedio de temperatura del mes más frío del año es de cerca de  $0^{\circ}\text{C}$  o inferior y el promedio de temperatura del mes más cálido del año es de cerca de  $15^{\circ}\text{C}$ , la especie más común de *Meloidogyne* es *M. hapla*. La información actual indica que *M. hapla* está adaptada para una existencia prolongada en el norte de los Estados Unidos y en el sur de Canadá, en el norte de Europa y en el norte de Asia. En América del Sur, *M. hapla* se encuentra más o menos a  $40^{\circ}$  de latitud sur y en las regiones montañosas del lado occidental del continente. En Africa puede estar adaptada para una existencia continua en altitudes mayores de 1 500 metros. En Australia, es común en Victoria que es el estado más al sur.

En la zona tórrida, las especies más comunes son *M. incognita* y *M. javanica*. En Norteamérica y Suramérica, *M. javanica* se encuentra muy escasamente sobre  $30^{\circ}$  de latitud norte y  $35^{\circ}$  de latitud sur y se va haciendo más común a medida que se va aproximando el Ecuador. En muchas partes de la zona tórrida en Africa, Australia y el sur de Asia, probablemente *M. javanica* es la especie más común. *M. incognita* y *M. arenaria* son comunes y se encuentra ampliamente distribuidas en las mismas regiones. En los Estados Unidos, el límite norte

para una existencia permanente de *M. incognita* está a unos 160 kilómetros al norte del límite para *M. javanica*. *M. arenaria* se encuentra en las mismas regiones donde se encuentra *M. incognita*.

Así, las partes del mundo entre 35° de latitud sur y 35° de latitud norte están ampliamente infestadas por tres especies de *Meloidogyne*, adaptadas a una existencia permanente en climas cálidos. Ellas son: *M. javanica*, *M. incognita*, *M. arenaria*. En el hemisferio norte, a más de 35° de latitud, *M. hapla* es la más común. Estas cuatro especies, como los taxónomos la identifican actualmente, son las especies de *Meloidogyne* más diseminadas y comunes en el mundo y probablemente causan mayor daño a los cultivos que la combinación de todas las otras especies de *Meloidogyne* (Sasser, 1977).

## V. MORFOLOGIA Y DESARROLLO DE LAS ESPECIES DE *MELOIDOGYNE*

### A. Ciclo de Vida – Preparasítico

El ciclo de vida de las especies de *Meloidogyne* comienza con un huevo, generalmente en estado unicelular, depositado por una hembra que está completa o parcialmente incrustada en una raíz del hospedero. Los huevos son depositados en una matriz gelatinosa que los mantiene juntos en

masas o sacos de huevos. Se han encontrado más de 1 000 huevos en una masa que puede ser más grande que el cuerpo de la hembra. El desarrollo del huevo comienza breves horas después de la ovoposición, resultando en 2, 4, 8 ó más células, hasta que se ve una larva completamente formada, con un estilete, enrollada en la membrana del huevo. Este es el primer estadio larval (Figura 1.1, A-T). Se puede mover dentro del huevo pero no es muy activa. La primera muda tiene lugar en el huevo y no es difícil ver separada la cutícula del primer estadio, sobresaliendo más allá de la cabeza del segundo estadio larval (Figura 1.1, U). Poco después, la larva emerge a través de un agujero hecho, en un extremo del cascarón flexible del huevo, por medio de pinchazos repetidos con el estilete.

La larva del segundo estadio larval que ha emergido (Figura 1.2, A) puede dejar o no dejar inmediatamente la masa de huevos. Generalmente hay varias larvas emergidas en la masa de huevos juntamente con huevos en varios estados de desarrollo. Después de dejar la masa de huevos, la larva se mueve a través del suelo en busca de una raíz de la que pueda alimentarse. Parece que la búsqueda es al azar hasta que la larva se acerca a unos cuantos centímetros de una raíz. Luego, guiada por alguna sustancia que emana de la raíz, se va trasladando directamente hacia la punta radicular.

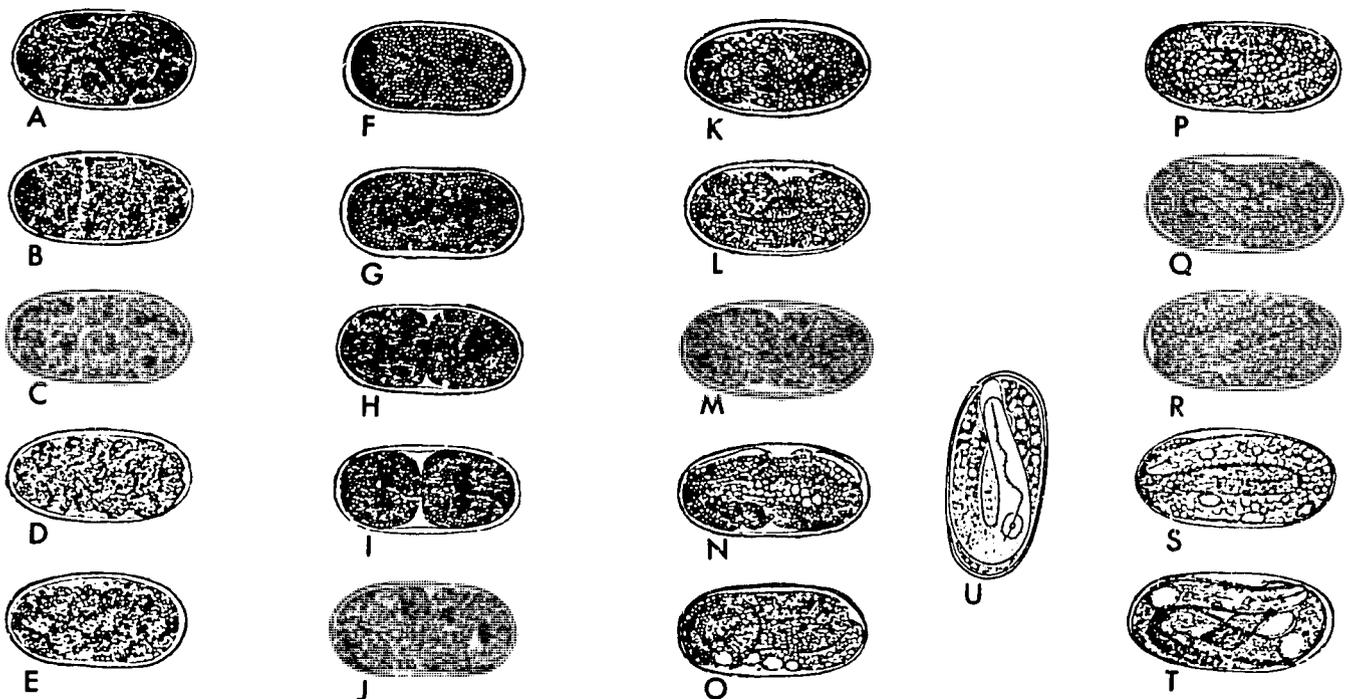


Figura 1.1. Desarrollo de los huevos de una especie de *Meloidogyne*. A-S: Estadios de desarrollo desde una célula al segundo estadio larval. T: Segundo estadio larval. U: Segundo estadio larval mostrando la muda de cutícula. A-T: de Saigusa, 1957; U de Christie y Cobb, 1941

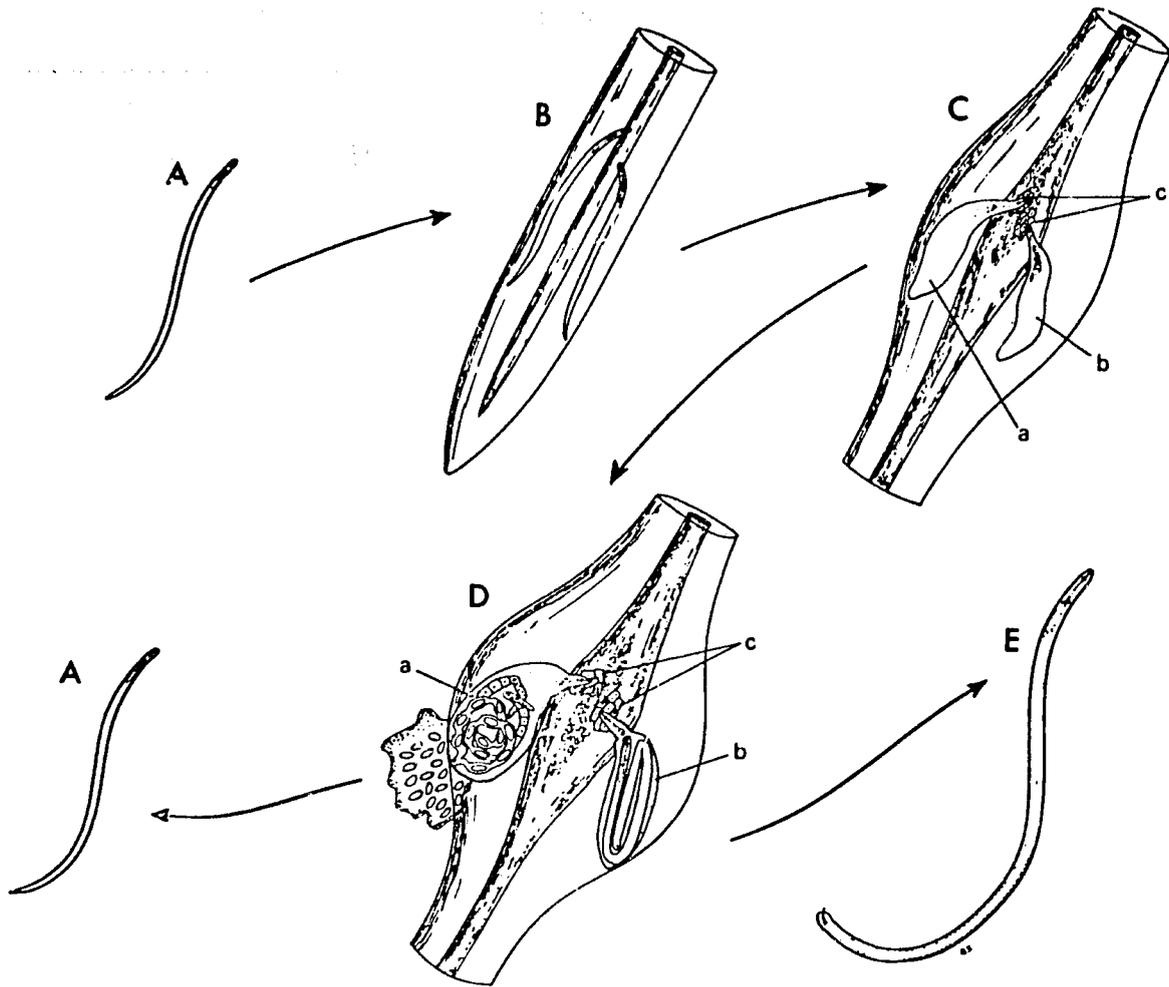


Figura 1.2. Ciclo esquemático de vida de una especie de *Meloidogyne*. A: Segundo estadio larval pre-parasítico. B: Dos larvas que han penetrado en una raíz, haciéndose sedentarias y comenzando su alimentación. C: Inicio de la formación de agallas, desarrollo de larvas (a, b) y células gigantes (c). D: Agalla con una hembra madura y su masa de huevos (a), macho después de la metamorfosis (b), y células gigantes (c). E: Macho libre en el suelo. De Guiran y Netscher, 1970.

## B. Ciclo de Vida – Parasítico

### 1. Penetración en las Raíces

Las larvas en el segundo estadio larval infectivo generalmente penetran en la raíz justamente sobre la caliptra (punta de la raíz). Se mueven principalmente entre las células no diferenciadas de la raíz y, finalmente, se colocan con sus cabezas en el cilindro central en desarrollo, cerca de la región de elongación celular, y con sus cuerpos en la corteza (Figura 1.2, B). Con sus estiletes perforan las paredes de las células e inyectan secreciones de sus glándulas esofágicas. Estas secreciones causan un agrandamiento de las células en el cilindro vascular y aumentan la proporción de la división celular en el periciclo (Figura 1.2, C). Esto da lugar a la formación de células gigantes (también llamadas

síncitos) formadas por un agrandamiento de las células (hipertrofia), a la posible disolución de paredes celulares, a un agrandamiento del núcleo y a cambios en la composición de los contenidos celulares. Al mismo tiempo, hay una intensa multiplicación de células vegetales (hiperplasia) alrededor de la cabeza de la larva.

Usualmente, pero no invariablemente, estos cambios son acompañados por el engrosamiento de la raíz para formar agallas conspicuas (Figura 1.2, D). En las raíces pequeñas, las agallas que contienen solo una hembra varían de redondas a fusiformes y pueden tener de uno a tres milímetros de diámetro.

### 2. Desarrollo de Estadios Parasíticos

Mientras se están formando las células gigantes y las agallas, aumenta el ancho de la larva, como se

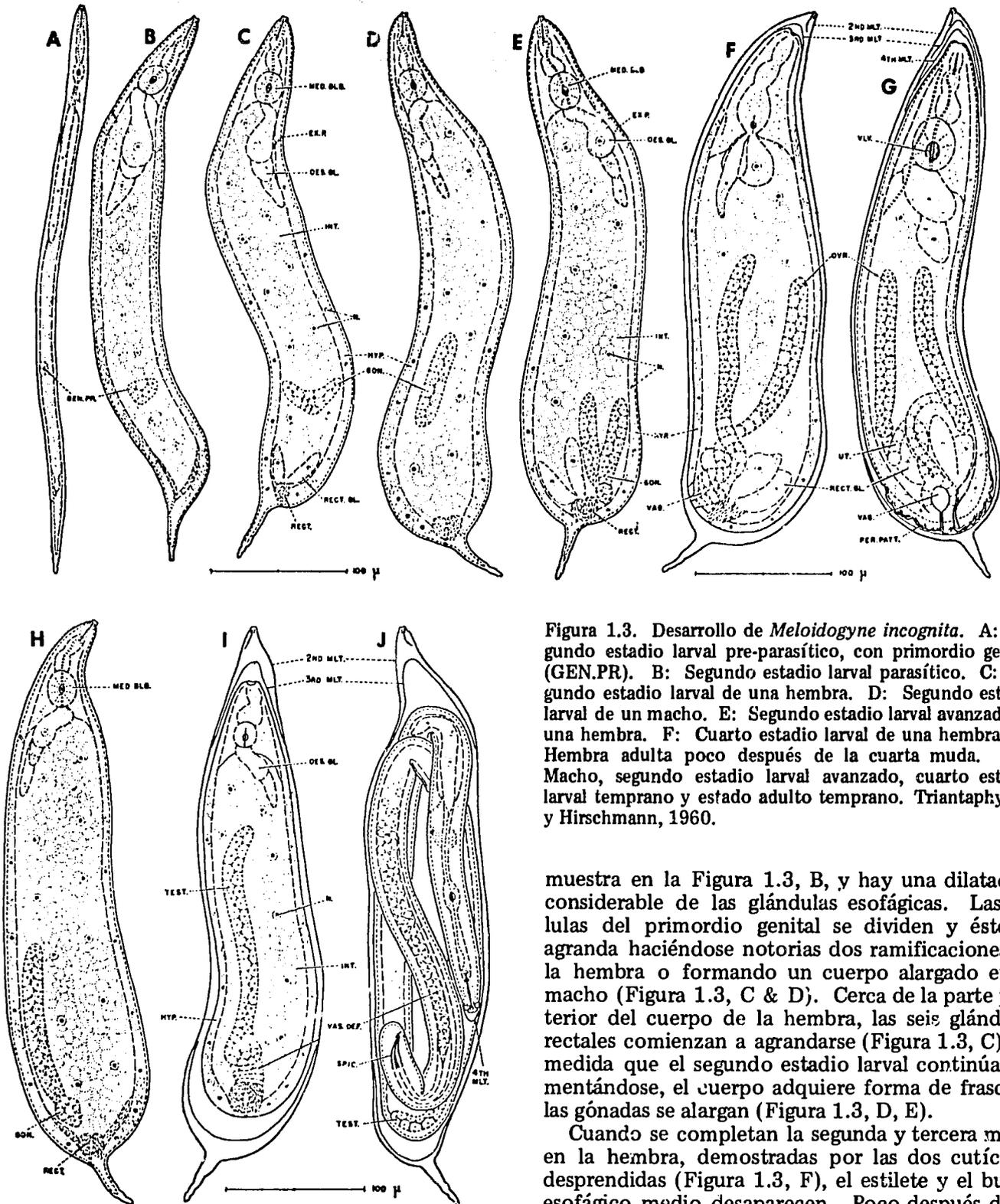


Figura 1.3. Desarrollo de *Meloidogyne incognita*. A: Segundo estadio larval pre-parasítico, con primordio genital (GEN.PR). B: Segundo estadio larval parasítico. C: Segundo estadio larval de una hembra. D: Segundo estadio larval de un macho. E: Segundo estadio larval avanzado de una hembra. F: Cuarto estadio larval de una hembra. G: Hembra adulta poco después de la cuarta muda. H-J: Macho, segundo estadio larval avanzado, cuarto estadio larval temprano y estado adulto temprano. Triantaphyllou y Hirschmann, 1960.

muestra en la Figura 1.3, B, y hay una dilatación considerable de las glándulas esofágicas. Las células del primordio genital se dividen y éste se agranda haciéndose notorias dos ramificaciones en la hembra o formando un cuerpo alargado en el macho (Figura 1.3, C & D). Cerca de la parte posterior del cuerpo de la hembra, las seis glándulas rectales comienzan a agrandarse (Figura 1.3, C). A medida que el segundo estadio larval continúa alimentándose, el cuerpo adquiere forma de frasco y las gónadas se alargan (Figura 1.3, D, E).

Cuando se completan la segunda y tercera muda en la hembra, demostradas por las dos cutículas desprendidas (Figura 1.3, F), el estilete y el bulbo esofágico medio desaparecen. Poco después de la cuarta muda el estilete y el bulbo medio son regenerados, se forman el útero y la vagina y el patrón perineal se hace visible (Figura 1.3, G). Es difícil apreciar el desarrollo posterior de las dos gónadas femeninas ya que se alargan y se doblan en el cuerpo casi globular o ligeramente alargado con un

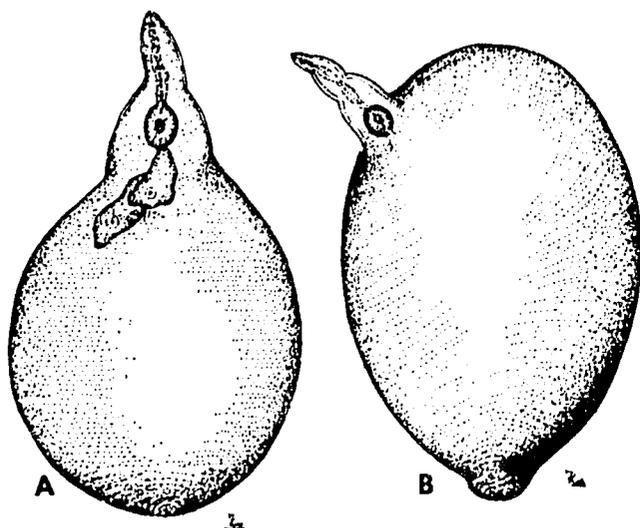


Figura 1.4. Formas de cuerpo de hembras de *Meloidogyne*. A: La mayoría de hembras de *Meloidogyne* tienen cuerpo piriforme, y su eje central coincide con una línea recta desde el ano hasta el estilete. B: Las hembras de algunas especies son ovales con una protuberancia posterior y cuellos que están en un ángulo con el eje del cuerpo. El ángulo varía desde alrededor de  $15^\circ$  hasta más de  $90^\circ$ . Esser, Perry y Taylor, 1976.

cuello que puede ser corto y robusto o casi tan largo como el cuerpo.

Justamente antes de la segunda muda, la gónada masculina se encuentra cerca del final posterior del cuerpo y el recto es visible (Figura 1.3, H). Después de la segunda y tercera muda, el estilete no es visible, el bulbo esofágico medio se ha degenerado y sólo la gónada se ha alargado. Luego ocurre una rápida metamorfosis: el cuerpo alargado se desarrolla dentro de la cutícula larval, completo con estilete, esófago con bulbo medio, espículas, y esperma en los testículos (Figura 1.3, J).

### C. Morfología – Adultos

La longitud promedio de las hembras adultas de las especies de *Meloidogyne* fluctúa alrededor de 0,44 a 1,3 mm y el ancho promedio fluctúa entre 0,325 y 0,7 mm. Las hembras de la mayoría de las especies tienen cuerpos simétricos como muestra la Figura 1.4, A; es decir, hay una línea (supuesta) que va de la vulva al estilete, atravesando la mitad del cuerpo. Muchas ilustraciones en las descripciones originales de *M. ottersoni* (Figura 8.12), *M. spartinae* (Figura 9.20), *M. acronea* (Figura 9.21), *M. graminis* (Figura 9.22) y *M. megriensis* (Figura 9.28) presentan hembras que tienen cuerpos de forma general como se muestra en la Figura 1.4, B. El cuerpo de la hembra no es simétrico, es decir, el cuello no está ni cerca ni en el centro de la línea central del cuerpo, sino distintivamente a un lado, de modo que las líneas centrales del cuello y el

cuerpo forman un ángulo de por lo menos  $15^\circ$  a más de  $90^\circ$  en algunos especímenes. La Figura 1 de la descripción original de *Hypsoperine graminis* (Figura 9.22, B) muestra la glándula esofágica de *H. graminis* en el lado ventral, indicando un desplazamiento ventral (Sledge & Golden, 1964). Siddiqui & Taylor (1970) presentaron una fotografía, aparentemente de perfil, de la hembra madura de *M. naasi* (Figura 8.11). El eje del cuello junto con el eje del cuerpo forman un ángulo de cerca de  $90^\circ$ , y la vulva está más cerca del cuello que del ano, nuevamente indicando un desplazamiento ventral. Si el desplazamiento es ventral, se vería en su máxima apariencia con el cuerpo de perfil y menos visible en una vista ventral o dorsal.

En el diagnóstico genérico de *Hypsoperine* Sledge y Golden, 1964, se manifiesta que la hembra posee un “cuello bien sobresaliente y generalmente situado a un lado” y en la descripción del holotipo de la hembra dice: “el cuerpo es blanco y oval con cuello sobresaliente situado generalmente a un lado del plano mediano que pasa a través de la vulva”. Las descripciones de algunas otras especies mencionadas anteriormente también se refieren al cuello asimétrico. La importancia de esta diferencia en la forma del cuerpo todavía no es clara, pero es interesante notar que el número diploide de cromosomas de *M. graminis*, *M. ottersoni* y *M. naasi* es 36 y que todos son principalmente parásitos de gramíneas (Triantaphyllou, 1971, 1973).

### D. Reproducción

El sistema reproductivo de la hembra en las especies de *Meloidogyne* consiste en dos ovarios, cada uno con una zona germinal, zona de crecimiento, oviducto, espermatoteca y útero. El útero conduce a una vagina común (Figura 1.5). El sistema reproductivo se forma de un primordio genital de cuatro células del segundo estadio larval (Figura 1.3, A) y se desarrolla a través del tercero y cuarto estadios larvales, como se muestra en la Figura 1.3, B, C, E, F y G. En el extremo distal del sistema reproductivo adulto, existen células que se dividen muchas veces formando oogonios con el número somático ( $2n$ ) de cromosomas. Los oogonios más avanzados cesan de dividirse y se convierten en oocitos, los cuales pasan a través de una larga zona de crecimiento (Figura 1.5, C), volviéndose más largos y movilizándose uno por uno a través del oviducto y la espermatoteca. Se produce otra división mitótica, los huevos se tornan ovalados y forman una cáscara flexible (Figura 1.5, D, E). Finalmente pasan a través de la vagina y son depositados, en estado unicelular, en la masa de huevos (Triantaphyllou, 1962).

Esta clase de reproducción se llama partenogénesis (mitótica) y es muy común en *M. incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria*, algunas poblaciones de

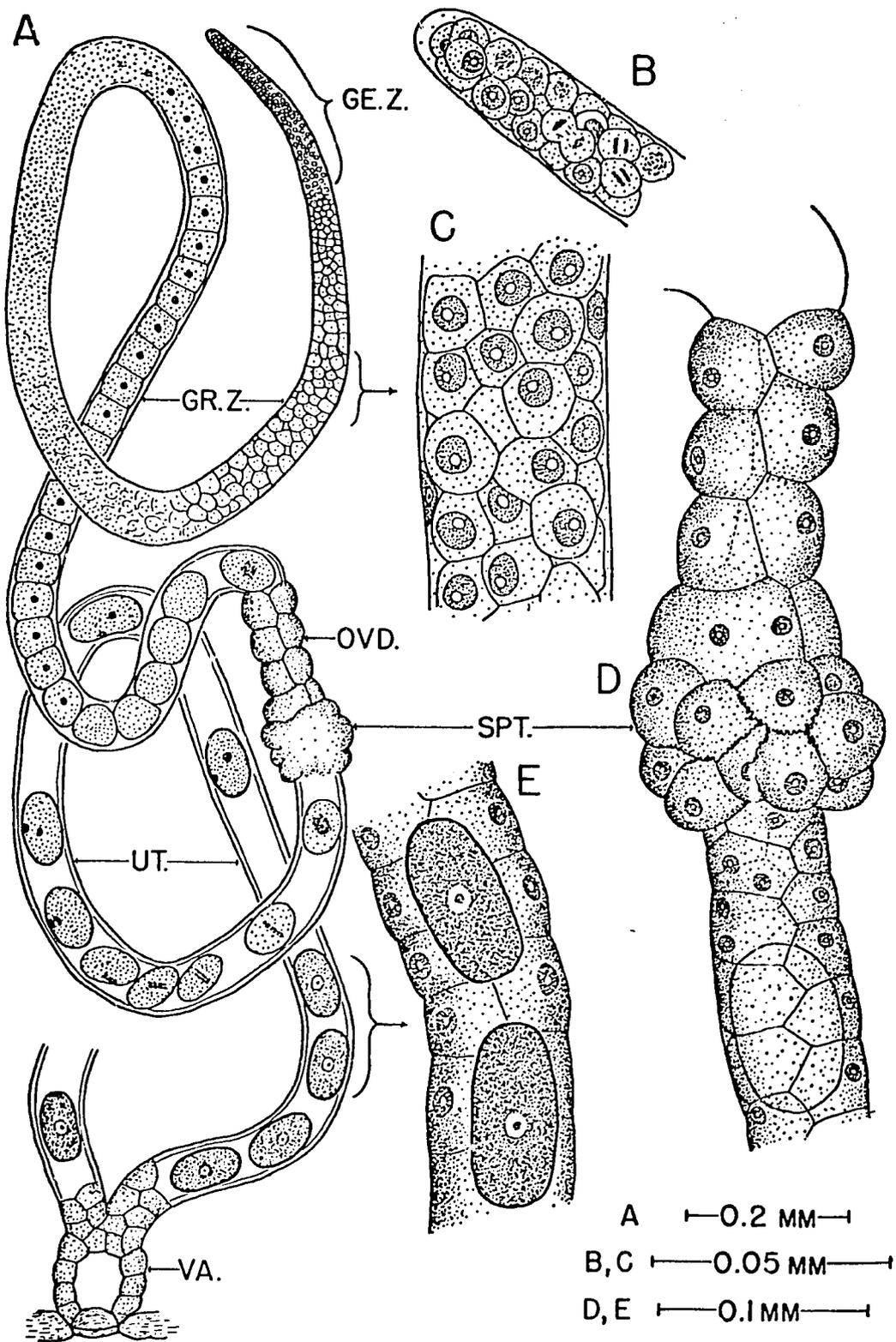


Figura 1.5. Sistema reproductivo de la hembra de *M. javanica*. A: Una de las dos gónadas mostrando varias regiones y proceso de oogenesis. B: Extremo distal de la zona germinal del ovario con divisiones oogoniales mitóticas. C: Región de desarrollo del ovario. D: Oviducto y espermatoteca. E: Parte baja del útero y oocitos con pronúcleos. GE.Z. = zona germinal. GR.Z = zona de desarrollo. UT. = útero. VA. = vagina. SPT. = espermatoteca. OVD. = oviducto. Triantaphyllou, 1962.

*M. hapla* y otras especies. Se conserva el número diploide de cromosomas. El espermatozoide no es necesario para el desarrollo del huevo y no ocurre fertilización, aun cuando la espermatoteca contiene espermatozoides.

Todas las especies que se reproducen por partenogénesis tienen machos, cuyo número varía con la provisión de alimentos y otros factores. Generalmente cuando el alimento es abundante, la mayoría de las larvas se desarrolla como hembras. Cuando la alimentación es menos abundante, por ejemplo cuando hay altas infecciones o plantas viejas, un gran porcentaje de larvas se vuelve machos.

La producción del espermatozoide es muy parecida a la producción de huevos, excepto que ocurre una reducción en el número de cromosomas a  $n$ . Por supuesto, los espermatozoides son más pequeños\*.

En algunas poblaciones de *M. graminis*, *M. graminicola*, *M. ottersoni* y en algunas poblaciones de *M. hapla* se ha observado además de la reproducción por partenogénesis meiótica, una reproducción facultativa por amfimizis. Sólo se conoce una especie no descrita que se reproduce exclusivamente por amfimizis (Triantaphyllou y Hussey, 1973).

## E. Anatomía

Los machos, las hembras y larvas de las especies de *Meloidogyne* tienen estiletes que consisten en una punta cónica, una columna derecha y tres nódulos. El estilete puede ser sacado por medio de músculos adheridos a los nódulos. Es usado para perforar las células de las plantas. El estilete tiene una abertura cerca de la punta que conduce al lumen del estilete que es continuado con el lumen del esófago adherido a los nódulos. Cerca de la parte posterior de los nódulos, el lumen tiene una ramificación corta llamada orificio de la glándula dorsal (OGD). El lumen esofágico conduce hacia una válvula situada en el bulbo esofágico medio. Los músculos adheridos a la válvula la dilatan y contraen alternativamente, de modo que funciona como una bomba, trasladando el alimento al intestino. Posterior al bulbo medio del esófago se encuentran tres grandes glándulas, una dorsal, y dos sub-ventrales. El conducto de la glándula dorsal se dirige hacia el orificio de la glándula dorsal, y los conductos de las glándulas sub-ventrales desembocan dentro del tubo esofágico en el bulbo medio.

Para alimentarse, el nematodo empuja la punta del estilete dentro de la célula de la planta. Las secreciones de la glándula dorsal esofágica fluyen a través de la abertura del estilete hacia el interior de la célula de la planta. Esta secreción y posiblemente las secreciones de las dos glándulas subven-

trales tienen un gran efecto en la planta, como se discutirá más adelante.

Las larvas y hembras tienen glándulas esofágicas bien desarrolladas y las usan en la alimentación. Los machos aparentemente no se alimentan y carecen de glándulas esofágicas bien desarrolladas.

Los machos tienen estiletes bien desarrollados y cuerpos delgados, que son ahusados adelante y redondeados atrás (Figura 1.6, A, B, E). Las dos espículas se usan durante la copulación, siendo sacadas a través de la cloaca que combina las funciones de abertura anal y sexual. La cutícula del cuerpo del macho tiene numerosos anillos, los que son interrumpidos en los lados del cuerpo por campos laterales con cuatro o más líneas. En las larvas y en las hembras los anillos y las líneas laterales son usualmente menos conspicuas.

El cuerpo de la hembra es blanco y los detalles de los ovarios son difíciles de observar. El cuello es más transparente que en el macho, el estilete, bulbo esofágico y canal excretor son generalmente visibles.

## VI. DURACION DEL CICLO DE VIDA

### A. Influencia de la Temperatura

La duración del ciclo de vida del nematodo del nódulo de la raíz es fuertemente afectada por la temperatura. Wallace (1964) revisó la literatura referente a la influencia de la temperatura en las distintas actividades de las especies de *Meloidogyne* y halló que *M. hapla* y otras especies de climas fríos tienen necesidades mínimas, óptimas y máximas para incubación, movilidad, invasión de raíces, crecimiento, reproducción y supervivencia, más bajas que *M. incognita*, *M. javanica* y *M. arenaria*, las cuales ocurren en climas más cálidos. Para *M. hapla* y especies relacionadas, las temperaturas óptimas fluctúan entre 15°C y 25°C; para *M. javanica* y especies relacionadas entre 25° y 30°C. Las especies de *Meloidogyne* mencionadas en las líneas anteriores tienen muy poca actividad a más de 40°C ó bajo 5°C.

En Suráfrica se requirieron 56 días para el ciclo de vida de *M. javanica* a una temperatura media de 14°C comparada con sólo 21 días a 26°C (Milne y Du Plessis, 1964).

La primera muda de *M. naasi* en plántulas de trigo se produjo entre 8½ y 11 días y entre 22°C y 26°C. El segundo estadio larval infectivo emergió entre 15 y 17 días. Un gran número de larvas penetró en la raíz en 24 horas y las larvas se hicieron sedentarias en posición alimenticia en 2 ó 3 días. El cuerpo comenzó a ensancharse más o menos seis días después de la penetración, y la diferenciación sexual se hizo visible después de 12 días. La segunda muda fue a los 18 días, se-

\* Triantaphyllou (1963, 1966, 1969, 1970 y 1973) discute detalles de la reproducción. En esas publicaciones también se proporcionan métodos para su estudio.

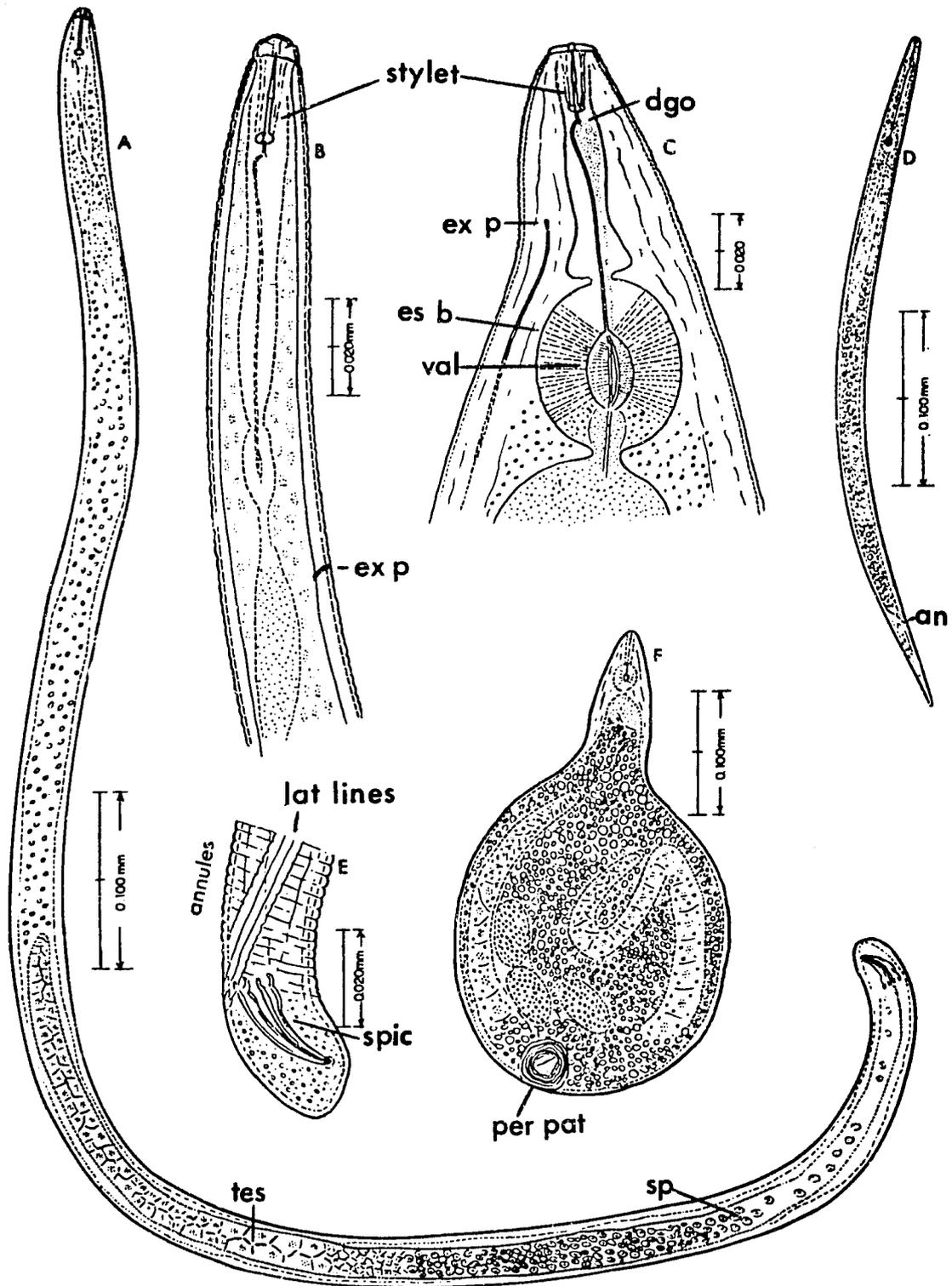


Figura 1.6. Anatomía de *Meloidogyne* spp. A: Macho, longitud total, mostrando el estilete, testículos (tes) esperma (sp) y espículas. B: Parte anterior del macho, mostrando el estilete, esófago y poro excretor (ex p). C: Parte anterior de la hembra, mostrando el estilete, el orificio de la glándula dorsal (dgo), poro excretor (ex p), bulbo esofágico (es b) y válvula (val). D: Larva, mostrando el estilete, bulbo esofágico y ano (an). La cola es la porción del cuerpo posterior al ano. E: Parte posterior del macho, mostrando las líneas laterales (lat lines) anillos y espículas (spic). F: Hembra, mostrando el esófago, ovarios, y patrón perineal. Taylor, 1967.

guida por la tercera y cuarta mudas entre 18 y 24 días. Entre los 24 y 30 días, la hembra creció rápidamente y la matriz gelatinosa se pudo apreciar después de los 27 a 30 días. Los huevos fueron depositados a partir del trigésimo al quadragésimo día (Siddiqui y Taylor, 1970).

### B. Tiempo de Vida

El tiempo de vida de la hembra del nematodo del nódulo de la raíz no ha sido estudiado. Observaciones de campo indican que las hembras pueden continuar produciendo huevos durante dos o tres meses y viven algún tiempo más después de que cesa la producción de huevos. Al final de la temporada son comunes las hembras viejas que todavía viven pero que ya no producen huevos y que se observan como cuerpos transparentes. Los machos probablemente viven sólo semanas.

El tiempo de vida de las larvas emergidas varía entre pocos días y pocos meses. Muchas larvas emergidas bajo condiciones favorables, encuentran una raíz y comienzan a desarrollarse en pocos días. Otras emergidas tardíamente en el otoño, cuando la temperatura es baja, pueden sobrevivir durante el invierno y completar su ciclo en la próxima primavera. Muchas evidencias indican que las larvas emergidas viven sólo unas cuantas semanas en suelos húmedos, durante el verano.

### C. Efecto de la Humedad

En el campo, la emergencia depende de dos factores principales: la temperatura y la humedad del suelo. Una humedad muy baja del suelo es importante sólo en campos irrigados o en las regiones donde existen temporadas secas con muy poca lluvia, o sin lluvia alternada con temporadas lluviosas. A principios de la temporada seca cuando el suelo se va secando, los huevos de *Meloidogyne* están sujetos a un estrés osmótico. La emergencia cesa, pero el desarrollo de los huevos continúa, de modo

que todos los huevos viables pronto contendrán segundos estadios larvales. Si se vuelven muy secos, las larvas mueren, pero si sobreviven hasta comienzos de la temporada lluviosa, las larvas pueden emerger e infectar las plantas (Dropkin, Martin y Johnson, 1958).

Peacock (1957) mantuvo suelo arenoso naturalmente infestado con una especie no identificada de *Meloidogyne* pero sin material vegetal no descompuesto por 2 a 5 días, y luego sembró plantas indicadoras. Los resultados se dan en el Cuadro 1.2.

En un experimento similar, utilizando suelo con raíces infectadas no descompuestas, hubo un control casi completo a 1,3% de humedad (5% de saturación), pero no hubo control entre 3,2% y 27% de humedad (13% a 100% de saturación).

En experimentos de campo (Costa de Oro, Africa) se ha encontrado que el barbecho simple del suelo durante la temporada seca (noviembre a febrero) fue suficiente para obtener una medida práctica de control, determinada por la severidad del ataque en el cultivo siguiente.

Cuadro 1.2. Supervivencia de especies de *Meloidogyne* en suelos con diferentes contenidos de humedad.

Contenido de humedad del suelo		Número promedio de nódulos en las raíces de la planta indicadora (10 repeticiones)	
Porcentaje de humedad	Porcentaje de saturación	Número	Porcentaje
2,9	10,7	0,0	0,0
3,7	13,6	17,4	23,0
4,9	18,3	70,6	93,3
7,8	29,0	75,6	100,0
19,1	70,5	47,6	62,9
27,0	100,0	22,9	30,3

RELACION ENTRE LAS ESPECIES DE *MELOIDOGYNE* Y LAS PLANTAS

## I. PLANTAS HOSPEDERAS SUSCEPTIBLES Y RESISTENTES

Las especies de *Meloidogyne* son parásitos obligados de las plantas. Su reproducción ocurre solamente cuando el segundo estadio larval infectivo penetra en las raíces u otras partes subterráneas de una planta apropiada, incita el desarrollo de células gigantes en las cuales pueda alimentarse y desarrollarse hasta convertirse en hembras que producen

huevos. Los huevos eclosionan dando origen a una nueva generación de larvas infectivas del segundo estadio. La planta en la cual se alimenta el nematodo es una planta hospedera. Si las especies del nematodo pueden reproducirse en ella, ésta es una planta hospedera susceptible.

Las plantas hospederas tienen muchos grados de susceptibilidad. Las más importantes son las altamente y moderadamente susceptibles, en las cuales la reproducción del nematodo es normal: un gran

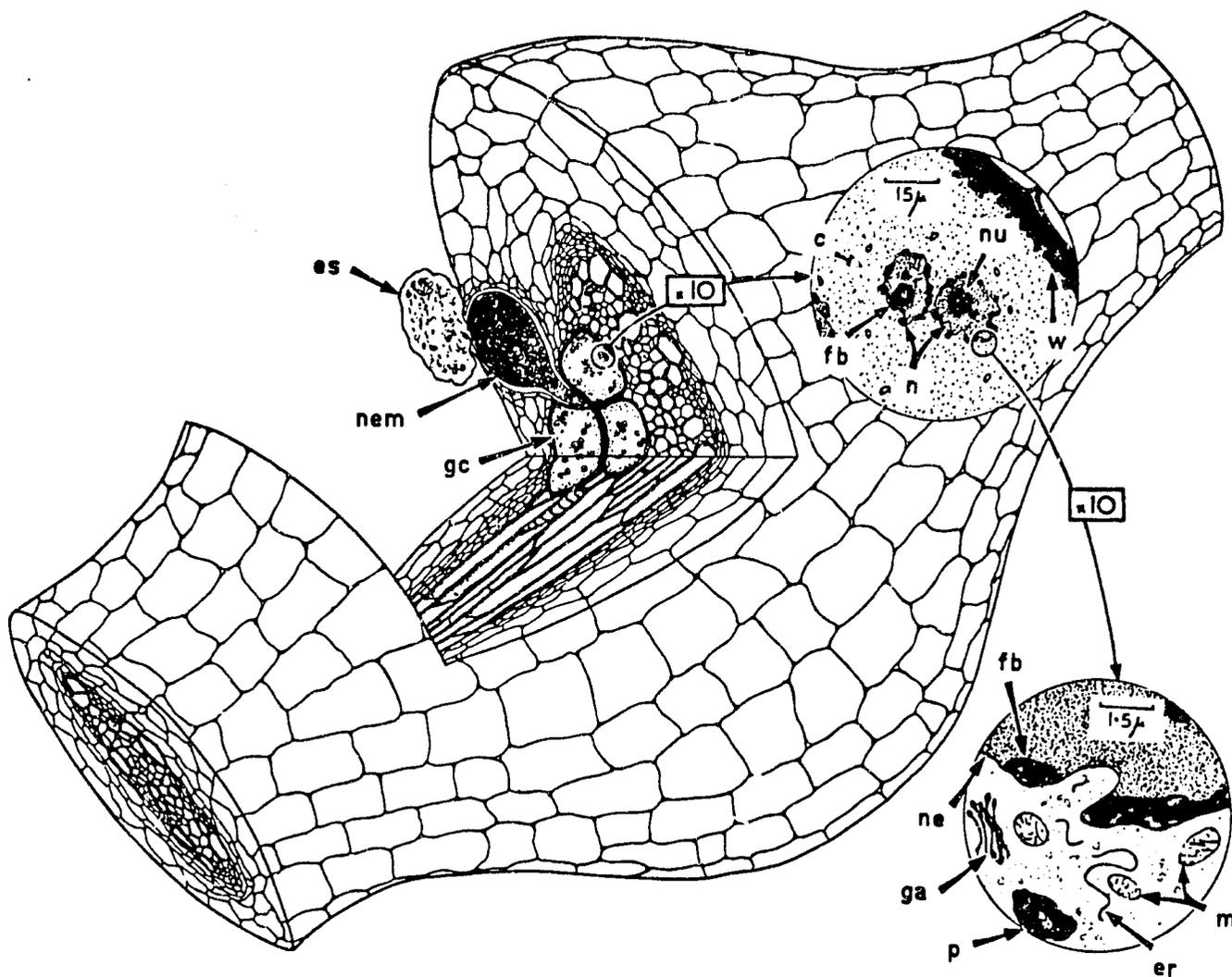


Figura 2.1. Dibujo semidiagramático de una agalla de raíz de tomate que contiene una sola hembra de *Meloidogyne* (nem) con la masa de huevos (es) fuera de la agalla. Se muestran tres células gigantes (gc) con paredes gruesas. Las partes aumentadas (círculos) muestran detalles de las células gigantes que incluyen núcleos grandes rodeados de envolturas nucleares (en) que contienen los cuerpos positivos de Feulgen (fb). El citoplasma de la célula gigante es denso y contiene mitocondrias (m), proplástidos (p), retículo endoplásmico (er) y aparato de Golgi (ga). Bird, 1961.

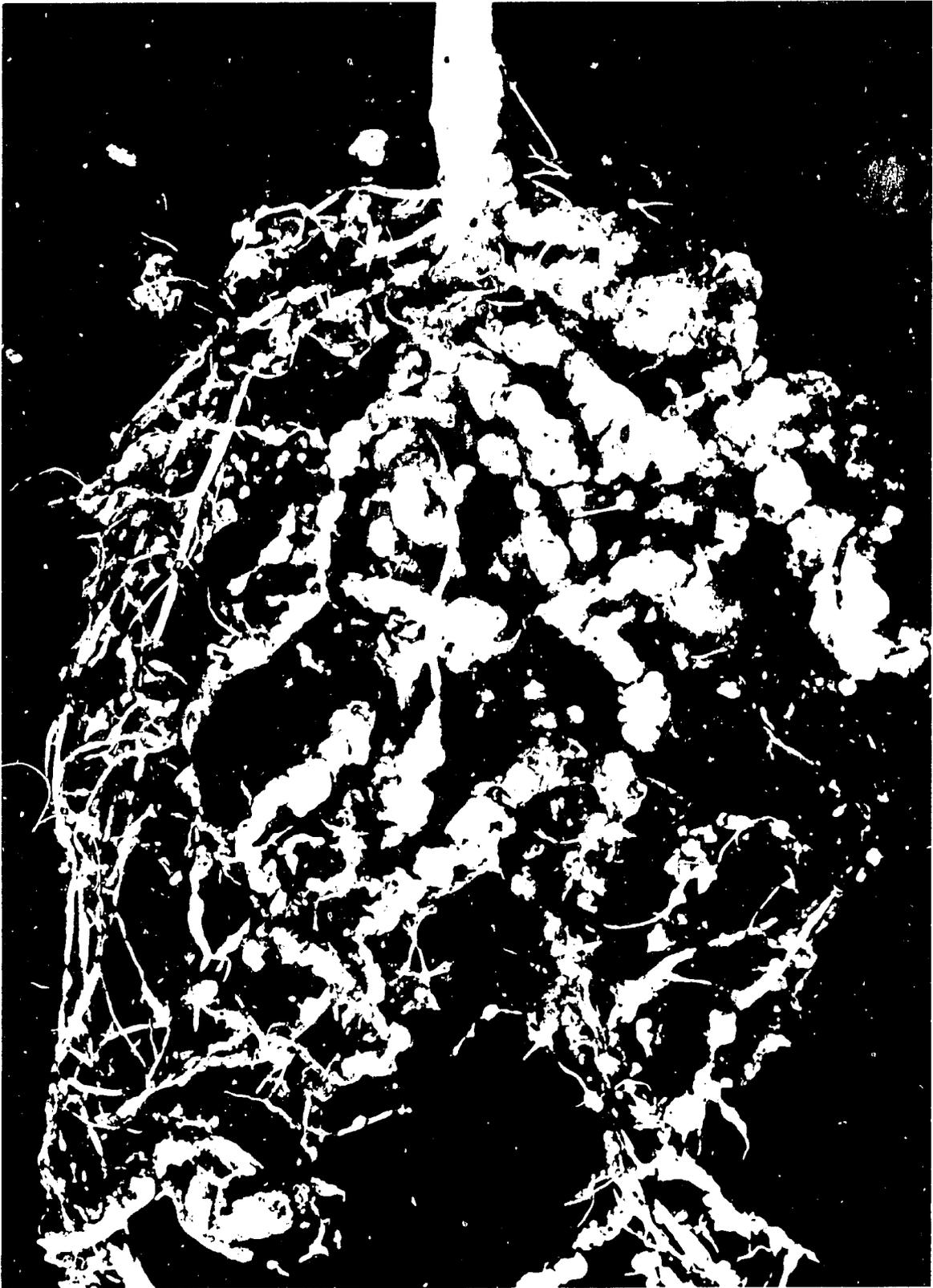


Figura 2.2. Agallas causadas por *Meloidogyne* en raíces de frijol. Cerca del tamaño natural.

porcentaje de las larvas que penetran en las raíces, se desarrollan y producen muchos huevos. Estas plantas están mucho más expuestas a ser dañadas en el campo por nematodos del nódulo de la raíz. La población se incrementa rápidamente, y una pequeña infestación en el terreno en la temporada de crecimiento puede convertirse en una fuerte infestación a media temporada y resultar en un daño severo para el desarrollo de la planta, reduciendo la cantidad y calidad de la cosecha.

Los nematodos del nódulo de la raíz se multiplican logarítmicamente por varias generaciones durante la época de crecimiento. Teóricamente, se estima que si el 5% de 500 huevos producidos viven para reproducirse, los números serán de 25; 625; 15 625; y 390 625 en sólo cuatro generaciones.

Para la gran mayoría de cultivos de plantas altamente susceptibles el síntoma más común y conspicuo de la infección por especies de *Meloidogyne* es la presencia de engrosamientos distintivos de las raíces, llamados agallas, nódulos o nudos (Figura 2.1). En las raíces muy pequeñas éstos pueden ser tan pequeños que midan 1 ó 2 milímetros de diámetro; en las raíces más grandes, pueden ser de 1 centímetro o más (Figura 2.2). Los nudos grandes usualmente contienen varias hembras (Figura 2.2). Los nudos pequeños pueden contener sólo una hembra (Figura 2.3). Las agallas son un síntoma del ataque del nematodo, pero la presencia de una especie de *Meloidogyne* en raíces con agallas no siempre se puede dar por hecho, pues también causan formación de agallas las especies de otros géneros de nematodos (*Nacobbus*, *Meloidodera*, *Ditylenchus* y otros). Las agallas de las raíces también son causadas por otros organismos tales como *Plasmiodiophora brassicae* (Aglomerado de raíces de las crucíferas). Los nódulos de nitrógeno en las leguminosas pueden ser confundidos con las agallas del nematodo del nódulo de la raíz. Un diagnóstico exacto sólo se puede hacer por medio de un examen microscópico y por identificación de nematodos disectados de las agallas.

Las plantas que son menos que moderadamente susceptibles son llamadas "resistentes", con un adjetivo calificativo: ligeramente resistentes, moderadamente resistentes, altamente resistentes o inmunes. La resistencia es definida de acuerdo con la reproducción. En una planta altamente resistente, la reproducción es menor que 2% de la reproducción en una planta susceptible en similar infestación del suelo; en una planta moderadamente resistente 10% a 20%, y en una planta ligeramente resistente hasta el 50%.



Figura 2.3. Una hembra de *Meloidogyne* con su masa de huevos, en una raicilla con formación mínima de agalla.

## II. ESPECIFICIDAD HOSPEDERA A LAS ESPECIES DE *MELOIDOGYNE*

Cada especie de *Meloidogyne* tiene especies de plantas y cultivares que son altamente susceptibles, moderadamente susceptibles, ligeramente susceptibles e inmunes.

Los hospederos susceptibles de *M. arenaria*, *M. hapla*, *M. incognita* y *M. javanica* son numerosos y pertenecen a muchas familias de plantas. Otras especies ampliamente distribuidas tienen hospederos que pertenecen sólo a unas cuantas familias de plantas. Muchos de los hospederos de *M. naasi* y *M. graminis* son gramíneas. En América del Sur y América Central *M. exigua* es una peste muy grave del cafeto, *Coffea arabica*. Se han registrado muy pocos hospederos adicionales.

Las plantas resistentes más interesantes son las que tienen una cercana relación con plantas altamente susceptibles. Estas pueden ser especies relacionadas de la misma familia botánica o el mismo género y algunas veces son cultivares de la misma especie. Dichas plantas cercanamente relacionadas proveen una fuente de genes de resistencia para el mejoramiento de cultivares resistentes.

Para la gran mayoría de especies de *Meloidogyne* citadas en el Cuadro 1.1., es poco lo que se sabe de hospederos y plantas resistentes.

## HISTOLOGIA Y PATOGENESIS

## I. FORMACION DE CELULAS GIGANTES Y AGALLAS

Cuando el segundo estadio larval de *Meloidogyne* penetra en las raíces, se mueve a través del punto de crecimiento de la raíz y de la región de elongación celular. Posiblemente la larva se alimenta de algunas células. Hay claros y rápidos cambios en el desarrollo de la raíz. Christie (1936) encontró que en una raíz de tomate penetrada simultáneamente por varias larvas, las células de la cofia desaparecieron en 24 horas. Las células de un grupo cercano a la punta de la raíz tenían protoplasma moderadamente denso pero no se dividían\*. Las células inmediatamente posteriores a éstas fueron alargadas y el cilindro central parcialmente diferenciado terminaba súbitamente.

Entre 48 y 60 horas después de que la larva dejó de moverse, se notó un retardo en la diferenciación normal de las células cerca de su cabeza. Muchas de estas células son aquellas que normalmente se convertirían en elementos conductores, dejando una brecha en la continuidad de elementos del floema. Las células anormales son el comienzo de células gigantes, que aparentemente se forman por disolución de las paredes celulares, dando como resultado una unión de células adyacentes y una serie de divisiones endomitóticas sincronizadas (Rohde y McClure, 1975)\*\*. Los núcleos de las células agrandadas y sus nucleolos son muy grandes. Alrededor de seis días después de la inoculación, las células gigantes se llenan de un citoplasma denso diferente en apariencia del de las células adyacentes. Las secciones transversales de una raíz muestran la cabeza del nematodo rodeada de 5 ó 6 células gigantes (Figura 3.1). Las células adyacentes a las células gigantes se dividen y forman un círculo distintivo de células pequeñas. Las células gigantes son siempre alargadas y están situadas más o menos en forma paralela al eje de la raíz.

## A. El Núcleo en las Células Gigantes

Además del agrandamiento, el núcleo de las células gigantes tiene anomalías en los cromosomas. Las habas tienen un número diploide de cromosomas de  $2n = 12$ . En agallas causadas por *M. javanica* se encontró que el número de cromosomas era de  $4n$ ,  $8n$ ,  $16n$ ,  $32n$  y  $64n$  provenientes

de mitosis repetidas en células de plantas sin formación normal de células por división del protoplasma y la formación de partes celulares. Debido a las irregularidades en el aparato mitótico el número de conjuntos de cromosomas por núcleo es altamente variable, aun en la misma célula gigante (Huang y Maggenti, 1969)\*\*\*.

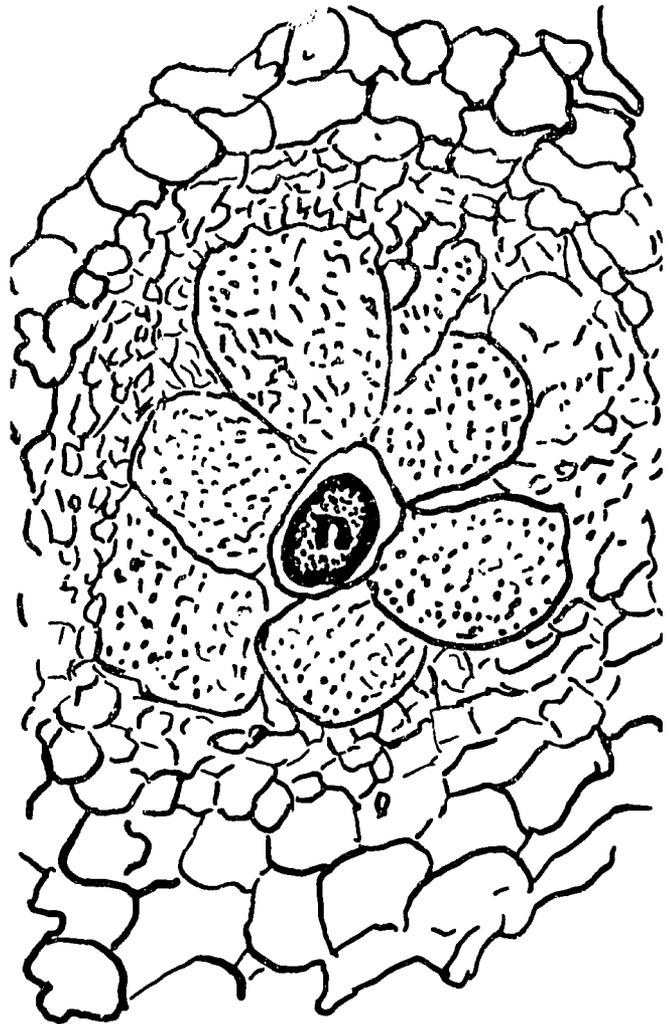


Figura 3.1. Células gigantes alrededor de la cabeza de un nematodo del nódulo de la raíz (n). Las células adyacentes han sido estimuladas a dividirse resultando en un anillo de células pequeñas. Jones y Northcote, 1972.

\* Posiblemente el centro quiescente (Thomas, 1967).

\*\* Estos autores han repasado y discutido la evidencia en pro y contra de la disolución de las paredes celulares en la formación de sincitos (células gigantes).

\*\*\* Se revisa la evidencia de que la multinucleosis resulta de endomitosis repetidas dentro de una sola célula.

## B. El Citoplasma de las Células Gigantes

Las hembras de las especies de *Meloidogyne* se alimentan del citoplasma de las células gigantes. Este tiene una textura granular que va aumentando en densidad a medida que la célula madura, y contiene muchos mitocondrios y componentes celulares comunes como cuerpos de Golgi, proplástidos y una gran cantidad de retículo endoplasmático. El citoplasma de la célula gigante tiene 10 veces más proteína que el citoplasma de una célula normal y también trazas de carbohidratos y grasas. El mantenimiento de las células gigantes parece depender de un continuo estímulo generado por el nematodo. Al matar las hembras mediante un pinchazo con una aguja o por medio de temperatura de 44°C, las células gigantes sufrieron un colapso y el espacio fue ocupado por células normales (Bird, 1962).

Existen estudios recientes sobre la formación de las células gigantes por Endo (1971) y Bird (1974).

## II. DIFERENCIAS ENTRE LA FORMACION DE CELULAS GIGANTES Y LA FORMACION DE AGALLAS

### A. Plantas Susceptibles

En las plantas susceptibles, no se han encontrado diferencias en la formación de células gigantes que puedan atribuirse a las diferentes especies de *Meloidogyne*. Hay considerables diferencias en la formación de agallas de varias plantas infectadas por diferentes especies de *Meloidogyne*. En tomate y cucurbitáceas infectadas con *M. incognita*, las agallas pueden tener 1 cm o más de diámetro y a menudo contienen muchas hembras completa-

mente embebidas en el tejido de la raíz. En pimiento (*Capsicum frutescens*) infectado por esta especie, las agallas son alrededor de 2 mm de diámetro, las hembras están parcialmente expuestas y las masas de huevos se encuentran en el exterior de las raíces. En otras plantas, las raíces fuertemente infectadas no muestran vestigios de formación de agallas. Estas son reacciones normales de plantas susceptibles.

### B. Reacción de Plantas Resistentes e Inmunes

Las plantas altamente resistentes e inmunes también son invadidas por el segundo estadio larval de las especies de *Meloidogyne*. Frecuentemente en experimentos comparativos, las larvas invaden tanto plantas inmunes como plantas altamente susceptibles. Estas larvas tienen varios destinos.

#### 1. Las Larvas y las Raíces son Inalteradas

Los cultivares de alfalfa (*Medicago sativa*) Africa, Moapa y Sonora, resistentes a *M. incognita*, y cv Lahontan, susceptible, fueron comparados en un estudio de penetración, desarrollo y migración. Las larvas penetraron en las raíces de todos los cultivares en casi el mismo número. En las raíces de Lahontan, las larvas se desarrollaron normalmente con producción de huevos a los 18 días después de la penetración. Pocas larvas no se volvieron sedentarias y dejaron las raíces después de cerca de cuatro días. En los cultivares resistentes, el número de larvas en las raíces disminuyó a los cuatro días y a los 10 días casi no había larvas. En los cultivos resistentes no se desarrollaron síntomas, ni células gigantes ni células necróticas (Reynolds y otros, 1970).

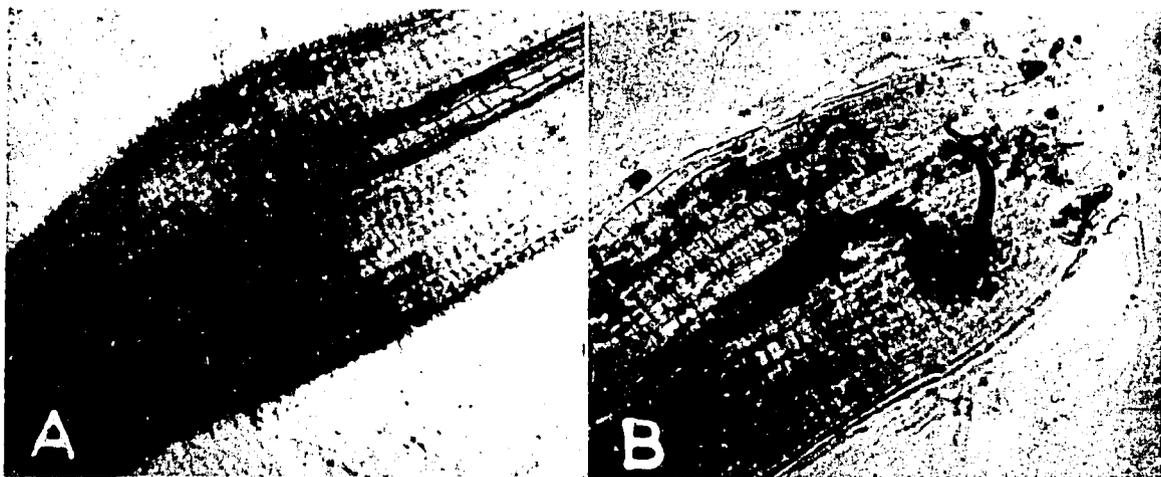


Figura 3.2. A: Ausencia de reacción necrótica en tomate, 72 horas después de la inoculación. B: Reacción necrótica después de 72 horas. Dropkin y Webb, 1967.

## 2. Reacciones Varias

No hubo diferencias significativas entre el número promedio de larvas de *M. incognita* que invadieron 2 cultivares susceptibles, 11 líneas resistentes mejoradas y 1 cultivar resistente de tomate. Dentro de las 72 horas después de la penetración, 3% a 12% de las larvas en las raíces de cultivares susceptibles no produjeron agallas y de 0 a 67% de las larvas no produjeron agallas en raíces resistentes. El promedio de larvas por raíz en plantas susceptibles fue de 3,7 a 13,2 y en raíces resistentes de 1,0 a 9,3. No hubo necrosis de células cerca de las larvas en raíces susceptibles, pero sí de una ligera a severa necrosis en 10 de las 12 raíces resistentes (Figura 3.2, B).

Ocurrieron tres reacciones aparentemente independientes en las raíces resistentes (1) Necrosis, (2) carencia de agallas, (3) penetración reducida de larvas (Dropkin y Webb, 1967).

## 3. Comparaciones Histológicas de Cultivares Susceptibles y Resistentes

Un estudio de reacciones histológicas de 19 cultivares de soya (*Glycine max*) a *M. incognita* produjeron cuatro tipos de reacción:

1) Formación de 5 a 9 células gigantes, multinucleadas, de paredes gruesas con dos capas y con un citoplasma granular denso. Estas células tuvieron como 150 núcleos; algunos muy grandes (21 x 16 micrometros), y otros más pequeños. Este tipo de células gigantes es óptimo para la reproducción de los nematodos.

2) Las células gigantes fueron grandes, pero las paredes celulares fueron más delgadas y el citoplasma menos denso que en el tipo 1. Estas células gigantes fueron mucho menos óptimas para la reproducción.

3) Se formaron células gigantes pero más pequeñas y con muchas inclusiones como espirales, fibras o material lobulado; todos estos fueron teñidos con tinte verde rápido y dieron resultados positivos cuando fueron probados para celulosa y pectina. Dichas células están asociadas con una reproducción muy pobre de nematodos.

4) Hubo una pequeña dilatación de células sin formación de células gigantes, pero sí una marcada necrosis de células alrededor de la cabeza de la larva. Esta reacción indica inmunidad: las larvas murieron sin desarrollarse (Dropkin y Nelson, 1960).

## 4. Agallas en Plantas Inmunes y Altamente Resistentes

Las especies de *Meloidogyne* pueden producir agallas en plantas inmunes. *M. javanica*, *M. incognita* y *M. hapla* produjeron agallas en raíces de un

naranja híbrido (*Citrus sinensis* x *Poncirus trifoliata*), y *M. incognita* produjo agallas en raíces de naranja agria. Después de ocho semanas las agallas contenían numerosos segundos estadios larvales ensanchados, pero no hembras adultas o masas de huevos. En el vivero, las raíces de naranjos híbridos fueron fuertemente agalladas por larvas de *M. javanica* de un cerco contiguo de tamarisko (*Tamarix gallica*) (Van Gundy y otros, 1959).

En el cultivar de maíz (*Zea mays*) Coker 911, el desarrollo de células gigantes y hembras de *M. incognita* fue normal; en el cultivar Pioneer 309B las células gigantes se colapsaron y estuvieron asociadas frecuentemente con larvas muertas. Sólo algunas hembras produjeron huevos (Baldwin y Barker, 1970).

## III. RESUMEN

Las larvas de *Meloidogyne* son atraídas y aparentemente tienen poca dificultad en encontrar raíces en crecimiento activo y penetrar en ellas. En las raíces, su desarrollo y reproducción son determinadas por su habilidad para interactuar compatiblemente con el hospedero.

Es claro que el desarrollo normal de nematodos y su abundante reproducción depende de la formación de células gigantes por una gran proporción de larvas que penetran en la raíz. Si el hospedero y el nematodo no son compatibles, se forma una pequeña proporción de células gigantes y, probablemente, una proporción aún más pequeña de larvas se desarrollan hasta la fase adulta. Dichas plantas son resistentes a una especie particular de *Meloidogyne*. Desde un punto de vista práctico, el cultivo de plantas altamente resistentes puede hacer una gran diferencia en la población de *Meloidogyne* de un campo en pocas generaciones de nematodos, quizás reduciéndola debajo del nivel dañino mínimo para el siguiente cultivo.

Las larvas que invaden raíces de plantas resistentes pueden: 1) Desarrollarse como hembras hasta volverse adultas pero sin producir huevos o produciendo huevos defectuosos; 2) Desarrollar machos hasta llegar a adultos; 3) Detener su desarrollo antes de completar la segunda, tercera y cuarta muda; 4) Ser muertas por una reacción inmune (Figura 3.2, B); y 5) Dejar la raíz y aún en segundo estadio ser capaz de entrar a otra raíz. Ninguna de estas reacciones es enteramente positiva o negativa. Con muchas combinaciones de especies de nematodos y especies de plantas, algunos nematodos individuales (a veces sólo 1 en 10 000) pueden reproducirse. Un desarrollo parcial puede dejar agallas visibles en las raíces y la reacción de inmunidad puede dejar el tejido radicular deformado o roto (Figura 3.2, A).

## EFFECTOS DE LA INFECCION POR *MELOIDOGYNE* EN EL CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS

### I. EFECTOS FISICOS

#### A. Acortamiento y Deformación de las Raíces

Además de la formación de los nódulos y células gigantes, las especies de *Meloidogyne* tienen otros efectos importantes en las raíces de las plantas. Las raíces altamente infectadas son mucho más cortas que las raíces sanas; tienen menos raíces laterales y menos pelos radiculares. El sistema radicular no utiliza el agua y elementos nutritivos de un volumen de suelo tan grande como el sistema radicular no infectado (Figura 4.1). Los elementos vasculares en los nódulos se rompen y se deforman interrumpiendo mecánicamente el flujo normal del agua y nutrientes.

#### B. Disminución de la Eficiencia Radicular

La deformación en las raíces y su ineficiencia causa paralización del crecimiento, marchitez en

climas secos y otros síntomas propios de la deficiencia de agua y nutrientes aun cuando éstos abundan en el suelo. El crecimiento de las plantas también disminuye.

En un experimento de invernadero, plantas de algodón altamente infectadas con *M. incognita* en un suelo cuya humedad era automáticamente mantenida en su capacidad de campo, tuvieron solamente 10,4% menos de peso seco que las plantas sanas. Los pesos secos de plantas infectadas cultivadas con irrigación irregular, es decir, con humedad del suelo alternando entre el 50% y 100% de la capacidad de campo, fueron reducidos en 78,6% lo cual indica que cuando la humedad del suelo es alternativamente alta y baja la eficiencia del sistema radicular agallado por especies de *Meloidogyne* es muy reducida. La reducción de la eficiencia radicular explica la marchitez de las plantas infectadas que a menudo se observan en los campos durante un clima seco y caluroso. Por otro lado,



Figura 4.1. Diferencias en tamaño de sistema radicular. A la izquierda, sin inocular; a la derecha, inoculada con *Meloidogyne*. El desarrollo aéreo es proporcional.



Figura 4.2. Un campo de maní en Carolina del Norte (Estados Unidos). A la derecha se observa el desarrollo desuniforme debido a la infección por *Meloidogyne hapla*. Este lado del campo se cultivó el año anterior con un cultivar de soya susceptible a *M. hapla*. El lado izquierdo del campo se cultivó con algodón inmune a *M. hapla*. El desarrollo es mejor y más uniforme.

los resultados con irrigación automática indican que las plantas altamente infectadas pueden crecer satisfactoriamente si son irrigadas con frecuencia (O'Bannon y Reynolds, 1965).

En campos con plantas altamente infectadas por *Meloidogyne* o por otras especies de nematodos, el crecimiento tiende a ser desigual (Figura 4.2). Esto sólo no es un síntoma definitivo de una infección

causada por *Meloidogyne* ya que es difícil o quizás imposible distinguir, en la parte aérea, entre los síntomas causados por el nematodo del nódulo de la raíz y los causados por otro tipo de nematodo, o por insectos, bacterias y hongos. Si se examinaran también los sistemas radiculares es muy fácil demostrar una correlación entre el agallamiento causado por especies de *Meloidogyne* y la reducción del crecimiento foliar (Figura 4.1).

## II. EFECTOS FISIOLÓGICOS

La pérdida de la eficiencia radicular y parte de la consecuente reducción en el crecimiento y rendimiento pueden ser atribuidas a la reducción y deformación del sistema radicular. Además, cuando se forman las células gigantes y agallas, ocurren cambios fisiológicos en las plantas los cuales contribuyen a la reducción del crecimiento.

Dropkin (1972) revisó la literatura sobre los efectos de la infección por nematodos en la fisiología del hospedero: "Las agallas maduras comparadas con tejidos sin agallas de la misma planta tienen aproximadamente la tercera parte de carbohidratos, pectinas, celulosas y ligninas, pero tienen mayor cantidad de hemicelulosas, ácidos orgánicos, amino-ácidos libres, proteínas, nucleótidos, ácidos nucleicos, lípidos y minerales. Las diferencias fueron muy notorias en proteínas, amino-ácidos libres, RNA y DNA. Algunos tipos de azúcares estaban presentes en las agallas pero no en los tejidos sanos; las proporciones de amino-ácidos libres cambiaron; el metabolismo intermediario era más acelerado en las agallas, especialmente en los sistemas de síntesis de proteínas y ácidos nucleicos. Varios informes demuestran que el nitrógeno, fósforo y potasio se acumulan en las raíces de las plantas infectadas pero no en sus hojas. Brueske y Bergeson (1972) descubrieron una reducción en el transporte de giberelina y citoquinina desde las raíces de las plantas infectadas con *Meloidogyne*. También descubrieron una diferencia cualitativa en los tipos de ácidos giberélicos transportados desde las raíces. El cuadro general parece ser que las raíces con agallas cambian su metabolismo en el sentido de mayor producción de proteínas y menor transporte de sustancias al resto de la planta. Esto, en parte, puede explicar el reducido crecimiento superficial de la raíz... podemos hipotetizar que la infección por *Meloidogyne* trae un aumento en la producción de proteínas en las agallas, y un mal funcionamiento en el transporte de reguladores del crecimiento (y otros compuestos) entre las raíces y el tallo, lo cual termina en una marcada reducción del crecimiento foliar".

Wallace descubrió que la incorporación de  $^{14}\text{CO}_2$  a las plantas de tomate inoculadas con 250, 500, 1 000, ó 2 000 larvas de *M. javanica* era notablemente menor en plantas infectadas que en plantas sanas, a cualquier nivel de inóculo. Esto parece indicar una disminución del proceso de fotosíntesis a causa de la infección por los nematodos.

## III. PREDISPOSICION

Las especies de *Meloidogyne* preparan las plantas para la infección por hongos y bacterias.

En los campos, la infección de las plantas por sólo *Meloidogyne* es improbable; siempre están pre-

sentes bacterias, hongos y virus y a veces interactúan con los nematodos. La interacción entre *Meloidogyne* y otros nematodos parásitos de plantas y agentes causantes de enfermedades fue revisada por Powell (1971). El llamó "predisposición" a los cambios fisiológicos en los tejidos de las plantas causados por los nematodos y otros organismos.

### A. *Fusarium*

Los cultivos de tabaco, tanto susceptibles como resistentes a la marchitez causada por *Fusarium* mostraron aumentos significativos en el desarrollo de la marchitez ante la presencia de *M. incognita*, *M. javanica* y *M. arenaria*, sin mayores diferencias entre las especies del nematodo. La marchitez fue más severa cuando el nematodo se inoculó 2 a 4 semanas antes de la inoculación del hongo (Porter y Powell, 1967). Las células gigantes y los elementos vasculares del cultivar Dixie Bright 101 fueron altamente invadidos por hifas de *Fusarium*, y el protoplasma de las células gigantes desapareció poco después de la invasión (Melendez y Powell, 1967).

### B. *Fusarium* y *Alternaria*

Las plantas de tabaco inoculadas primero con *M. incognita* y, tres semanas después, con *Fusarium oxysporum* f. *nicotianae*, y finalmente tres semanas después con *Alternaria tenuis* (moteado marrón del tabaco) tenían hasta 70% de su área foliar destruida. Solamente había reacción si las plantas eran inoculadas con *Meloidogyne* lo que las disponía para *A. tenuis* (Powell y Batten, 1969).

### C. *Phytophthora*

Se informó que las interacciones entre *M. incognita* y pierna negra causado por *Phytophthora parasitica* f. *nicotianae* en plantas de tabaco resistentes a la pierna negra eran similares a las causadas por *Fusarium*; la enfermedad se desarrolló solamente con infecciones combinadas de nematodos y hongos, y no con sólo uno de estos organismos, o con daño mecánico y el hongo (Sasser y otros, 1955). La pierna negra fue más grave en las líneas susceptibles al nematodo del nudo de la raíz que en las líneas mejoradas resistentes al nematodo del nudo de la raíz cuando fueron inoculadas con nematodos y hongos, pero no fue grave al ser inoculadas solamente con el hongo. El hongo invadió más los tejidos hipertrofiados, hiperplásicos y con agallas, que los tejidos normales adjuntos. Las células gigantes infectadas por el hongo perdieron todo su protoplasma dentro de 72 horas (Powell y Nusbaum, 1960). Una infección combinada de *M. hapla* y *Phytophthora megasperma* var. *sojae* en soya produjo resultados parecidos a la suma de los efectos

causados por cada uno de dichos organismos individualmente (Wyllie y Taylor, 1960).

#### D. *Verticillium*

En parcelas sin tratamiento en un experimento de control químico realizado en Victoria, Australia, 48,6% de las plantas de fresas tenían marchitez por *Verticillium* al final de la cosecha en Febrero, en comparación del 15,0% en las parcelas tratadas con el nematocida dibromuro de etileno (EDB). Las parcelas también estuvieron infestadas con *M. hapla*; el índice de nodulación en el control fue 2,5 y en las parcelas tratadas fue 0,1. Considerando que el EDB no tiene ningún efecto sobre *Verticillium* en el suelo, éste es el primer informe de interacción entre *M. hapla* y *Verticillium* en fresas (Meagher y Jenkins, 1970). Un tratamiento del suelo, previo a la siembra, en experimentos con tomate realizados en Florida, Estados Unidos, redujo la marchitez por *Verticillium* en cultivares susceptibles y también redujo el agallamiento causado por *M. incognita*. Se concluyó que en suelos no tratados con nematocidas, la resistencia a *Verticillium* era esencial para la supervivencia del cultivo del tomate en suelo no tratado con nematocidas, pero no en suelos tratados con nematocidas (Overman y otros, 1970).

Los cultivares de tomate Gilat 38 (resistente a *Verticillium*) y Rehovot 13 (susceptible) fueron inoculados con *M. javanica* y *Verticillium dahliae*. El cultivar Gilat 38 se mantuvo resistente, pero los síntomas en las hojas y la descoloración vascular en el Rehovot 13 aumentaron a causa de la combinación de nematodos y hongo siendo mayor que los efectos causados por el hongo solo (Orion y Krikun, 1976).

#### E. *Rhizoctonia*

Experimentos realizados con *Rhizoctonia solani* y *M. incognita* en algodón (Carter, 1975 a y b), tabaco (Batten y Powell, 1971), oca (*Hibiscus esculentus*) y tomate (Golden y Van Gundy, 1975) indicaron que la severidad de la infección causada por el hongo aumentaba inoculando el hongo después de que los nematodos habían invadido las raíces, y las agallas y células gigantes se habían formado.

#### F. *Helminthosporium*

En experimentos con cultivares de avena (*Avena sativa*) resistentes y susceptibles a *M. incognita* y *Helminthosporium victoriae* no se encontró ninguna interacción significativa después de la inoculación simultánea con ambos organismos ni después de inoculaciones realizadas con cada uno por separado.

#### G. *Pythium*, *Curvularia*, *Botrytis*, *Aspergillus*, *Penicillium* y *Trichoderma*

*Pythium ultimum* causa chupadera de las plántulas de tabaco, pero después de que las plántulas crecen es de poca o ninguna importancia. Los hongos *Curvularia trifolii*, *Botrytis cinerea*, *Aspergillus ochraceus*, *Penicillium martensii* y *Trichoderma harzianum* por sí solos no causan daño significativo al tabaco. En experimentos realizados en cajas especiales para observar las raíces en las cuales se desarrollaron plantas de tabaco por 50 días después de la inoculación del hongo y por 78 días después de la inoculación con *M. incognita*. Hubo plantas inoculadas con cada uno de los hongos; plantas inoculadas solamente con *M. incognita*; plantas inoculadas con cada uno de los hongos cuatro semanas después de ser inoculadas con *M. incognita* y plantas sanas que servían como control. Se evaluó el grado de las enfermedades en cuanto a necrosis radicular, utilizando una escala de 0 a 5 donde 0 representaba ausencia de necrosis, 5 el 76-100% de necrosis, y 1, 2, 3 y 4 representaban los porcentajes intermedios. Los promedios fueron multiplicados por 100 y tuvieron un intervalo entre 0 y 100. Las inoculaciones hechas solamente con *M. incognita* produjeron índices promedios de las enfermedades de 13 y 5 en dos experimentos independientes. Los índices de enfermedad después de las inoculaciones con cada uno de los hongos siempre fueron 0. Las inoculaciones con cada uno de los hongos de plantas de tabaco infectadas cuatro semanas antes con *M. incognita* dieron los siguientes índices promedios de enfermedad: *P. ultimum*, 57; *T. harzianum*, 71; *C. trifolii*, 60; *B. cinerea*, 75; *A. ochraceus*, 50; y *P. martensii*, 65 (Powell, Meléndez y Batten, 1971).

Los autores señalan que los hongos normalmente no patógenos se volvieron patógenos sólo después de que los sistemas radiculares fueron infectados por *M. incognita* y las agallas y células gigantes se habían formado. Ellos concluyeron que "las infecciones causadas por el nematodo del nudo de la raíz en ciertos hospederos efectivamente predisponen a estas raíces para subsecuentes invasiones de otros organismos presentes en la rizosfera". Los autores citan a Gäumann (1950): "El patógeno principal no sólo descompone la resistencia del hospedero a la penetración, sino que también descompone su resistencia a la propagación haciendo posible la penetración de los parásitos secundarios, proporcionándoles no sólo entrada sino también un cambio local de medio; un comienzo para su futura extensión". Los nematodos como patógenos principales predisponen al hospedero a patógenos secundarios no específicos, y aumentan grandemente el daño causado por las enfermedades.

## H. Bacterias

Resultados similares a los obtenidos con hongos han sido obtenidos con combinaciones de *M. incognita* y *Pseudomonas solanacearum* por Johnson y Powell (1969) y Lucas y otros (1955); para *M. javanica* y *Agrobacterium tumefaciens* por Orion y Zutra (1971); para *M. hapla* y *A. tumefaciens* por Griffin y otros (1968); y para *M. incognita* y *Corynebacterium insidiosum* por Norton (1969) y Griffin y Hunt (1972).

## I. Microflora

Las infecciones causadas por *M. incognita* en plantas de tomate cultivadas en medios de cultivo estériles (gnotobióticos) redujeron en 12,3% el peso seco de las plantas. La inoculación realizada con extracto impuro del suelo alrededor de las plantas de tomate (microflora) redujo el peso seco en 13,9%. La inoculación realizada con ambos, nematodos y microflora, redujo el peso seco en un 71,4%. Aparentemente gran parte de la microflora consistía en bacterias (Mayol y Bergeson, 1970).

En un estudio realizado con *M. hapla* en apio se encontró que solamente *Pythium polymorphon* causaba el pudrimiento de las raíces de apio infectadas con *M. hapla*. Ninguno de los otros componentes de la microflora de raíces infectadas por nematodos pudieron inducir la pudrición en las raíces (Starr y Mai, 1976).

## J. Resumen

La predisposición fue resumida por Powell (1971). Las plantas que crecen en el campo o en otros lugares están constantemente expuestas a infecciones causadas por una gran variedad de orga-

nismos, y las infecciones múltiples de los sistemas radiculares tienden a ser algo común más que excepcional. Muy a menudo los nematodos parásitos de plantas son un componente de las infecciones dobles o múltiples con considerable evidencia de que son agentes predisponentes. Esto puede deberse al hecho de que los nematodos parásitos de plantas son componentes móviles de la ecología del suelo. Ellos penetran en las raíces de las plantas y causan cambios fisiológicos en los tejidos de las raíces.

Los cambios fisiológicos causados por infecciones de nematodos en el hospedero pueden ser responsables de los cambios en la susceptibilidad de las plantas a los patógenos. El tejido radicular que ha sido alterado por la actividad del nematodo es más extensivamente colonizado por hongos que otros tejidos. Tal tejido ha sido fisiológicamente cambiado, y el cambio influye en el crecimiento y desarrollo del hongo. En algunos casos el hongo invade tejidos cambiados por la actividad del nematodo y después se extiende a tejidos que a simple vista no parecen estar afectados por nematodos.

En otros casos, la modificación del tejido de la planta permite la invasión de hongos y bacterias que no colonizan las raíces libres de nematodos. La predisposición llega a su máximo solamente después de que los nematodos hayan estado en la planta hospedera por varias semanas.

Powell concluye que las interacciones con nematodos pueden ser un factor principal en las enfermedades causadas por bacterias y hongos, y que los nematodos solamente tienen una parte, pero muy importante en las pudriciones radiculares complejas. Tres sistemas biológicos están involucrados en estas interacciones, el de los nematodos, el de la planta y el del hongo o de la bacteria. Es lógico suponer que las actividades metabólicas de cualquiera de estas partes del complejo influyen sobre los otros componentes.

## VARIACION FISIOLÓGICA EN LAS ESPECIES DE *MELOIDOGYNE*

### I. DEFINICIONES Y TERMINOLOGÍA DE RAZAS BIOLÓGICAS

Como lo ha señalado Sturhan (1971), el término "raza biológica" tal como se ha utilizado en la literatura sobre la nematología de las plantas incluye: 1) especies hermanas: razas fisiológicas que son casi o completamente indistinguibles morfológicamente; 2) razas geográficas: subdivisiones de especies encontradas en regiones geográficas, presumiblemente debido a peculiaridades del medio ambiente; 3) distintos fenotipos dentro de una sola población: nematodos que tienen una diferencia particularmente detectable, generalmente la preferencia por cierto tipo de hospedero, y 4) razas de hospederos, las cuales son las verdaderas razas biológicas o fisiológicas, esto es, biotipos distinguidos por sus preferencias en hospederos dentro de un grupo taxonómico. "El término raza biológica (o fisiológica) se usa comúnmente para designar grupos de individuos que tienen varias preferencias importantes en hospederos y otras características biológicas en común. Sin embargo, factores como alta variabilidad dentro de la población, superposición de gamas de hospederos, intercruzamientos, etc. hacen evidente la dificultad de definir, nombrar y establecer límites de razas — si uno no desea llamar "raza especial" a cada una de las poblaciones que difieran en algún aspecto.

En este libro, las palabras "raza" y "raza biológica" serán utilizadas solamente para las poblaciones de las especies de *Meloidogyne* que hayan demostrado a través de numerosos experimentos tener preferencia por hospederos significativamente diferentes de aquellos establecidos como normales para las especies involucradas. Siguiendo el ejemplo precedente de *Heterodera glycines* (Golden, y otros, 1970), no hemos nombrado o designado razas hasta que ha sido evidente que tienen una amplia distribución geográfica y son lo suficientemente importantes para ser consideradas en la rotación de cultivos o en un programa de mejoramiento.

### II. VARIACION ENTRE POBLACIONES DE *MELOIDOGYNE*

Estudios sobre rango de hospederos, conducidos por Sasser (1954), revelaron que existían cultivos que no eran atacados por algunas especies del nematodo del nudo de la raíz y que estos cultivos no hospederos variaban con las especies del nematodo. Por lo tanto, se disponía de un conjunto de hospe-

deros diferenciales\* que se podía utilizar para separar especies basándose en las reacciones de los hospederos. Este método, basado en suponer que las especies y poblaciones de una misma especie siempre van a reaccionar igual ante un cierto hospedero, ha sido utilizado exitosamente en Estados Unidos por más de 20 años para distinguir entre las cuatro especies comunes, principalmente, *M. incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* y *M. hapla*. Cuando las poblaciones de varias especies fueron obtenidas de apartadas y diferentes regiones geográficas, las reacciones de los hospederos fueron más variables y la existencia de razas ampliamente distribuidas de *M. incognita* y *M. arenaria* fue confirmada.

Sasser (1970a) informó sobre las reacciones de 11 poblaciones de *M. incognita*, 15 poblaciones de *M. javanica*, y 10 poblaciones de *M. hapla* y *M. arenaria*, respectivamente.

Ninguna de las 11 poblaciones de *M. incognita* colectadas en Sur América, Asia, Norte América y en Africa se reprodujo en maní o en fresas. Todas se reprodujeron en el cultivo de camote All Gold y en sandía cuando ésta fue incluida en las pruebas. Solamente una población colectada en el Perú se reprodujo en tabaco resistente al nódulo de la raíz (cv NC 95) (Figura 5.1); sin embargo, esta misma población no se reprodujo en pimiento. Dos poblaciones del Perú, dos de Estados Unidos y una de Costa de Marfil se reprodujeron en algodón con un grado medio; otras cuatro poblaciones, dos de Taiwán, una de Grecia y otra de Nigeria, no se reprodujeron en algodón; y dos de Estados Unidos y de Bélgica tuvieron muy baja reproducción.

La reacción de las poblaciones de *M. javanica* colectadas en Europa, Africa, Asia, Australia y en Norte América fue uniforme. Ninguna de las 15 poblaciones se reprodujo en algodón, maní, pimiento, fresa, o camote (cv Porto Rico). Todas se reprodujeron en tabaco y sandía, y todas, con la excepción de una de Holanda, se reprodujeron en el cultivar de camote All Gold. La reproducción en maíz fue variable y generalmente muy baja.

La reacción de las poblaciones de *M. hapla* también fue mayormente uniforme sin reproducirse en maíz, algodón o sandía. La reacción en camote (cv Porto Rico no fue incluida en todas las pruebas) fue variable. Todas las diez poblaciones se reprodujeron en maní. Nueve de ellas se reprodujeron

\* Hospederos diferenciales y variedades que se usan actualmente, incluyen: tabaco, NC 95; algodón, Deltapine 16; pimiento, California Wonder; sandía, Charleston Grey; maní, Florrynner; maíz, Minn. A401; fresa, Allbritton; camote, All Gold and Porto Rico; tomate, Rutgers. Recientemente se ha eliminado de esta lista al maíz, la fresa y el camote.

en tabaco, una no se reprodujo en pimiento, y cuatro no se reprodujeron en fresas.

Las diez poblaciones de *M. arenaria* se reprodujeron en tabaco y en sandía. Ninguna de las poblaciones se reprodujo en algodón, fresas o camote (cv Porto Rico). Tres se reprodujeron en maní y siete de ellas no se reprodujeron en maní.

### III. CARACTERIZACION ADICIONAL DE POBLACIONES COLECTADAS EN REGIONES GEOGRAFICAS AMPLIAMENTE SEPARADAS

En una presentación preliminar de datos hecha por Sasser y Triantaphyllou en agosto de 1977, se informó sobre 70 poblaciones adicionales de especies de *Meloidogyne* colectadas por cooperadores del Proyecto Internacional de *Meloidogyne*. Con esto se llegaba a un total de 250 poblaciones que habían sido caracterizadas mediante la reacción de

hospederos, morfología y citogenética. Estos nuevos datos agregan sustancial información adicional, pero no cambian significativamente los porcentajes de poblaciones de las especies principales informadas en esa fecha.

De las 250 poblaciones estudiadas hasta entonces, 150 (60%) fueron identificadas como *M. incognita*; 60 (24%) como *M. javanica*; 22 (8,8%) como *M. hapla*, y 14 (5,6%) como *M. arenaria*. Otras especies estudiadas (generalmente no más de una o dos poblaciones) incluyen a *M. microtyla*, *M. naasi* y *M. exigua*. Estas colecciones obviamente sólo representan una pequeña parte de la zona agrícola del mundo, y la mayoría fueron colectadas de campos cultivados. Las colecciones de otros hábitats indudablemente resultarán en el descubrimiento de más poblaciones de las especies descritas y posiblemente de algunas nuevas.

La evidencia ahora disponible indica fuertemente que las llamadas especies comunes como *M. incognita*, *M. javanica*, *M. hapla* y *M. arenaria* son

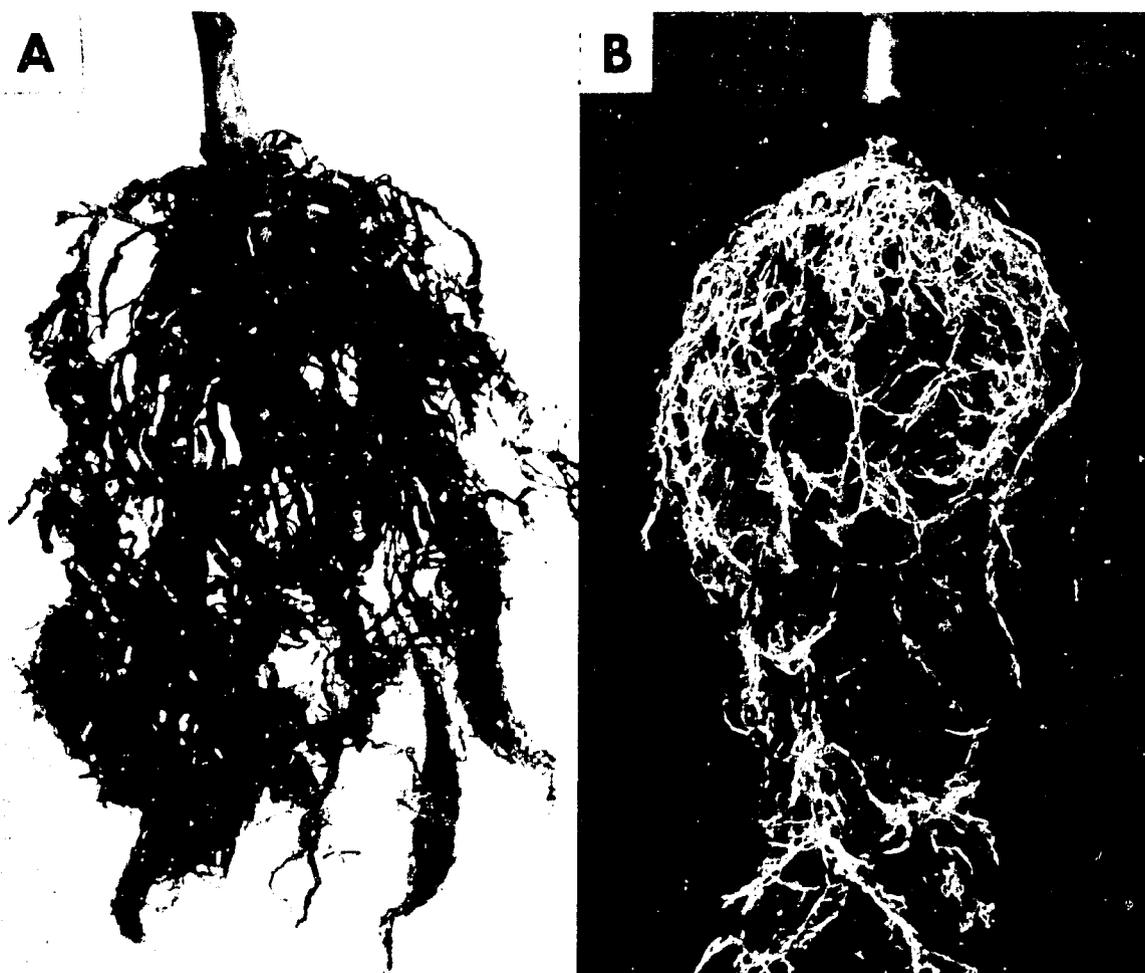


Figura 5.1. Variación patogénica en las poblaciones de *Meloidogyne*. Raíces del cultivar de tabaco NC95 (resistentes a las razas 1 y 3 de *M. incognita*). A: Inoculado con la Raza 4 de *M. incognita* proveniente de Perú. B: Inoculado con una población de la Raza 1 de *M. incognita* proveniente de Carolina del Norte (Estados Unidos).

responsables de casi todo el daño causado a los cultivos por el nematodo del nudo de la raíz.

#### A. *M. incognita*

Aproximadamente 150 poblaciones de *M. incognita* han sido estudiadas, y todas estas poblaciones se reprodujeron en pimienta y en sandía pero no se reprodujeron en maní. Cien poblaciones no se reprodujeron en tabaco resistente al nódulo de la raíz (cv NC 95) y algodón (Raza 1); 33 se reprodujeron en tabaco pero no en algodón (Raza 2); 13 se reprodujeron en algodón pero no en tabaco (Raza 3), y ocho se reprodujeron en algodón y tabaco (Raza 4). La distribución de las cuatro razas es la siguiente: Raza 1, 16 poblaciones de África, 42, del sureste de Asia, 25 de Centro y Sur América, 2 de Europa y 14 de Norte América; Raza 2, 4 poblaciones de África, 12 del sureste de Asia, 12 de Centro y Sur América, 3 de Europa y 2 de Norte América; Raza 3, 2 del sureste de Asia, 4 de Centro y Sur América, 1 de Europa y 6 de Norte América; Raza 4, 1 de África, 3 de Sur América y 4 de Norte América.

#### B. *M. javanica*

Sesenta poblaciones de *M. javanica* se reprodujeron normalmente en tabaco y sandía pero ligeramente o nada en algodón, pimienta y maní. Diecisiete poblaciones fueron del África, 17 del sureste de Asia, 15 de Centro y Sur América, 7 de Norte América, y una de cada uno de los siguientes países, Francia, Israel, Chipre y Japón.

#### C. *M. hapla*

Veintidós poblaciones de *M. hapla* fueron estudiadas. Todas se reprodujeron en maní pero no en sandía y algodón. Dieciséis se reprodujeron normalmente en tabaco y 6 se reprodujeron ligeramente o nada. Diecinueve se reprodujeron normalmente en pimienta y 3 tuvieron una ligera reproducción o nada. Dos de las poblaciones de *M. hapla* provinieron del Canadá, 4 de Chile, 2 de Kenya, 3 de Corea y 1 de Colombia. Diez fueron coleccionadas en Estados Unidos (5 en Carolina del Norte y 1 en cada una de los siguientes estados, California, Maryland, Virginia, Tennessee y Ohio).

#### D. *M. arenaria*

Catorce poblaciones de *M. arenaria* fueron estudiadas. Todas se reprodujeron en tabaco y sandía y ninguna en algodón. Cuatro se reprodujeron bien en maní y 10 no. La reacción en pimienta fue variable. Con la excepción de una población de Colombia todas las poblaciones que atacaron el maní

fueron de Estados Unidos (Virginia, Georgia, Florida y Texas). Aquellas que no se reprodujeron en el maní eran de Brasil, Filipinas, Nigeria y cuatro de Estados Unidos (tres de Carolina del Norte y una de Ohio).

#### E. Discusión

Varios aspectos de este resumen del comportamiento de especies y de poblaciones dentro de una especie son de interés. El grupo de *M. incognita* parece ser la especie más variable de todas las examinadas. La variabilidad se refiere principalmente a la reproducción en algodón y en tabaco resistente.

Utilizando los resultados de las reacciones de hospederos en estos dos cultivos, el grupo de *M. incognita* puede ser separado en cuatro razas hospederas. La Raza 1, que no se reproduce en algodón ni en tabaco resistente, y es dominante a nivel mundial; la Raza 2, que se reproduce en tabaco NC 95 resistente al nódulo de la raíz, y la Raza 3 que ataca al algodón Deltapine 16 fueron menos comunes en las poblaciones examinadas. Las poblaciones de la Raza 4 que atacaron tanto algodón como tabaco, fueron las menos numerosas. El maní no fue atacado por ninguna de las cuatro razas.

Las poblaciones de *M. arenaria* que atacan maní, generalmente fueron de zonas de cultivo de maní, y aquellas que no se reprodujeron fueron de otras áreas donde no se cultiva maní.

No hubo indicios de razas hospederas entre las poblaciones de *M. hapla* y *M. javanica* estudiadas. Todas las poblaciones de *M. hapla* se reprodujeron en maní sin importar su procedencia ni la producción de maní en esa zona, y no se reprodujeron en sandía y algodón. *M. javanica* parece ser estable con referencia a su reacción en varios diferenciales, siempre atacando al tabaco resistente, sandía y tomate, y no logrando atacar algodón, pimienta ni maní.

La larga serie de experimentos con pruebas de hospederos diferenciales ha proporcionado la evidencia disponible más convincente de que las especies de *Meloidogyne* en muchas partes del mundo tienen un número pequeño de variaciones fisiológicas definidas, y no una gran cantidad de diversas variaciones como se ha sugerido a través de experimentos no repetibles con poblaciones obtenidas de una sola masa de huevos.

#### IV. VARIACION FISIOLÓGICA DENTRO DE LAS POBLACIONES DE *MELOIDOGYNE*

Los siguientes tres informes indican que hay variación fisiológica individual dentro de poblaciones de campo de *Meloidogyne*.

#### A. *M. incognita*

Diecisiete aislamientos, cada uno proveniente de una sola masa de huevos de *M. incognita* de nueve condados de Tennessee (Estados Unidos) fueron probados con tomate (*Lycopersicon esculentum* cv Rutgers), tabaco (*Nicotiana tabacum* cv NC 95), sandía (*Citrullus vulgaris* cv Dixie Queen) y pimiento (*Capsicum frutescens* cv California Wonder). Los índices de formación de nódulos de la raíz variaron en una escala de 1 a 10, de 6,6 a 9,9 en el tomate y fueron uniformemente 1 en tabaco. En pimiento variaron de 4,1 a 7,7 para 16 aislamientos y fueron de 1,0 para el aislamiento restante. En la sandía variaron de 4,2 a 7,9 con la excepción de un aislamiento que mostró 1,0. En una segunda prueba usando algodón (*Gossypium hirsutum* cv McNair 1032) y garbanzo (*Vigna sinensis* línea de mejoramiento M57-13N), el índice para el garbanzo varió entre 1,0 y 2,5. Once aislamientos tuvieron variaciones de 1,0 ó 1,3 en algodón; otros, fueron 2,1; 2,6; 2,8; 3,4; 3,9 y 4,2. Tres aislamientos originalmente provenientes de algodón tuvieron índices de 2,8; 3,4 y 4,2 (Southard y Priest, 1973).

#### B. *M. hapla*

Los aislamientos de tres masas de huevos de cada una de once colecciones de *M. hapla* de varias localidades en Idaho, Oregon y Washington (Estados Unidos) fueron utilizados para inocular 12 plantas. Se encontraron cinco variantes (Ogbuji y Jensen, 1972).

#### C. *M. naasi*

Se consiguieron cinco poblaciones de *M. naasi* de Inglaterra y de California, Illinois, Kentucky y Kansas (Estados Unidos) y se hizo un aislamiento de una sola masa de huevos para cada una. Los aislamientos fueron usados para inocular 22 diferentes especies de plantas, generalmente gramíneas. Las reacciones de todos los aislamientos en todas las especies fueron similares con excepción de cinco; y nunca dos reacciones fueron iguales (Michell y otros, 1973).

#### D. Persistencia de Poblaciones Aberrantes

Giles y Hutton (1958) observaron que el tomate (H.E.S. 4242) (*Lycopersicon esculentum*) resistente al nudo de la raíz perdía lentamente su resistencia al ser cultivado en la misma parcela con la tierra infestada durante cinco años. Sin embargo, al ser cultivada en una parcela en la cual se había sembrado repetidamente un cultivar de un tomate susceptible (Pan American), el H.E.S. 4242 demostró un alto grado de resistencia. Giles y Hutton sugirieron que los híbridos resistentes deberían usarse sola-

mente en una rotación de cultivos que no afecte el patrón de infectividad de la población natural de nematodos.

Riggs y Winstead (1959) inocularon plantas del tomate Hawaii 5229 resistente al nudo de la raíz y transfirieron las poblaciones tres veces a intervalos de tres meses. El índice de nodulación por *M. incognita* estaba cerca del 1,0 inicialmente, y subió al 3,8 (escala de 0 a 4) después de la tercera transferencia.

Triantaphyllou y Sasser (1960) descubrieron que la mayor parte de los aislamientos de una sola masa de huevos y de una sola larva de 15 poblaciones de *M. incognita* se reprodujeron ligeramente en tabaco (*Nicotiana tabacum*) resistente al nódulo de la raíz, y en cultivares de tomate. Con 3 a 5 transferencias sucesivas en plantas resistentes, los clones de los aislamientos de plantas resistentes tenían un índice de nodulación de 4,0 (escala de 0 a 5) en el tabaco resistente y en las plantas de tomate en comparación con 2,0 del aislamiento original. Los clones con elevada infectividad en el tabaco resistente no tuvieron un aumento parecido en el tomate resistente.

Graham (1968) informó que el tabaco NC 95 resistente al nematodo del nódulo de la raíz no era susceptible a una población de *M. incognita* aislada del cultivar susceptible Hicks. Pero sí fue altamente susceptible a una población de esta especie obtenida de una parcela donde el cv NC 95 había sido cultivado todos los años por 6 a 8 años.

Nishizawa (1974) observó que el camote (*Ipomoea batatas*) cv Norin No. 2 resistente al nódulo de la raíz fue infectado severamente por *M. incognita* en macetas donde este cultivar había sido sembrado durante 10 años consecutivamente.

#### E. Discusión

Los tres experimentos con poblaciones obtenidas de una sola masa de huevos (Sección IV, A, B, C) demostraron unas cuantas diferencias y muchas similitudes en las poblaciones examinadas. Las reacciones de *M. incognita* en tabaco y algodón fueron aquellas de las Razas 1 y 3 de esta especie como se esperaría en una región donde el algodón es extensivamente cultivado.

Las reacciones generales de *M. hapla* y *M. naasi* en los otros dos experimentos también fueron parecidas a aquellas reacciones previamente informadas para estas especies. Las diferencias se pueden explicar como variación de individuos dentro de las poblaciones pero no como diferencias de las poblaciones ya que las muestras no fueron adecuadas para este propósito.

Los experimentos sobre la persistencia de poblaciones aberrantes (Sección D) indican que los porcentajes de individuos originalmente presentes en pequeñas cantidades en una población, pueden aumentar hasta ser dominantes después de varias

generaciones de reproducción en la planta hospedante resistente.

Esto puede ocurrir con el monocultivo de los cultivos anuales en el campo y en invernaderos usados para el monocultivo. En cultivos perennes tales como huertos, viñedos y plantaciones de café existe la posibilidad de que el aumento de adaptación de las poblaciones de *Meloidogyne* a plantas perennes obligue a los agricultores a cambiar de localidad.

## V. RESUMEN

La palabra "raza" debería ser usada solamente para poblaciones de *Meloidogyne* que en numerosos experimentos hayan mostrado tener preferencia por hospederos significativamente diferentes de aquellos establecidos como "normales" para las especies en cuestión, y que también tengan una amplia distribución geográfica. Así se sigue el precedente establecido para *Heterodera glycines* (nematodo de quiste de la soya) (Golden y otros, 1970).

Las pruebas de hospederos estandarizados con poblaciones de *Meloidogyne* de muchas partes del mundo han revelado la existencia de sólo cuatro razas de *M. incognita*. Estas razas han dado las

mismas respuestas repetidamente, sin diferencias correlacionadas con la ubicación geográfica o planta hospedera de donde fue colectada la población. También han sido encontradas dos razas de *M. arenaria*. Las pruebas con poblaciones de *M. javanica* y *M. hapla* no han mostrado más de una raza.

Esta es la mejor evidencia disponible de que en campos cultivados no se encuentra un número indefinido de "razas que vencen la resistencia". Ello implica que cualquier cultivar resistente a una o más de las cuatro razas de *M. incognita*, de las dos razas de *M. arenaria*, de la raza de *M. javanica* o de la raza de *M. hapla* será útil en todas las áreas del mundo. Si dicho cultivar no es sembrado como monocultivo, sino en rotación con otros cultivos, puede sembrarse repetidamente en el mismo campo sin pérdida significativa de resistencia.

Si un cultivar resistente es cultivado en monocultivo por varios años, una variante de una especie de *Meloidogyne* que rompiera la resistencia podría llegar a ser dominante en ese campo.

Los experimentos con poblaciones derivadas de masas de huevos aisladas y seleccionadas de poblaciones, indican que es fácil encontrar variaciones individuales en infectividad, pero estos experimentos muestran muy poco acerca de la composición de la población de la cual los individuos fueron seleccionados.

## ECOLOGIA DE LAS ESPECIES DE *MELOIDOGYNE*

### I. SUPERVIVENCIA DE LOS HUEVOS Y LARVAS EN EL SUELO

Las poblaciones de *Meloidogyne* de mayor importancia económica son habitantes de suelos agrícolas. Si un campo es usado para cultivos anuales susceptibles, su distribución es casi la misma que la de las raíces de la planta cultivada. La mayoría de la población está de 5 a 30 cm debajo de la superficie del suelo, decreciendo su densidad hasta 1 m de profundidad. En suelo usado para plantas perennes la mayor profundidad en la que se encuentra el nematodo puede ser 5 m o más.

Cuando existen plantas hospederas susceptibles, el factor más importante en la vida de los nematodos es la temperatura del suelo, que es mayormente determinada por el clima. El clima depende de la latitud, altitud sobre el nivel del mar, localización geográfica y variación estacional.

El segundo factor más importante es la humedad del suelo que depende de la lluvia o la irrigación. En suelos agrícolas con suficiente humedad para el desarrollo del cultivo, existe suficiente humedad del suelo para la actividad del nematodo.

La textura del suelo tiene una influencia importante en la densidad de las poblaciones de nematodos.

#### A. Temperatura del Suelo

Para los huevos y larvas de *Meloidogyne*, dos intervalos de temperatura son importantes porque ellos determinan: 1) el tiempo que sobreviven los huevos y larvas en suelo frío (alrededor de 0°C a 5°C), y 2) la infectividad en suelo templado (cerca de 35°C a 40°C). Estas son, aproximadamente la temperatura máxima y mínima para la supervivencia y reproducción.

A 0°C, 41% de los huevos de *M. hapla* sobrevivieron 90 días en el suelo y fueron infectivos cuando se usaron como inóculo. Los huevos de *M. incognita* y *M. javanica* no fueron infectivos como inóculo después de 11 días. Las larvas de *M. hapla* sobrevivieron y fueron infectivas a 0°C por 16 días; las larvas de *M. incognita* no fueron infectivas a los 7 días.

A 4,6°C cerca de 17% de las larvas de *M. hapla* fueron infectivas después de 28 días, pero ninguna larva de *M. incognita* sobrevivió por 14 días.

En suelo, a 10°C, algunas larvas de *M. incognita* fueron infectivas después de 12 meses. A 15,6°C y 26,7°C todas resultaron no infectivas en cuatro meses. A 26,7°C la disminución en infectividad fue muy rápida durante los primeros dos meses (Bergeson, 1959).

Se conocen aproximadamente las temperaturas para las actividades normales de algunas especies de *Meloidogyne*, como embriogénesis, emergencia, movilidad, invasión a las raíces de plantas, desarrollo y reproducción. La más baja es 5°C como mínima para la invasión de las raíces por *M. hapla*, 15°C a 20°C es la óptima y 35°C es la máxima. Las mínimas para el desarrollo y la reproducción de *M. hapla* son 15°C a 20°C, las óptimas de 20°C a 25°C y la máxima cerca de 30°C. Las temperaturas correspondientes para *M. javanica* son más o menos 5°C más altas (Bird, 1972; Bird y Wallace, 1965; Thomason y Lear, 1961).

La duración del ciclo de vida de *M. javanica* fue medido 23 veces en Suráfrica, en condiciones de campo con temperaturas promedias que variaron de 14,3°C a 26,1°C. A 14,3°C, se requirieron 36 días ó 9 136 grados centígrados-horas sobre 7,44°C que fue la temperatura mínima calculada. A 26,1°C, la duración del ciclo de vida fue 21 días ó 9 361 grados centígrados-horas. En todos los 23 ciclos de vida observados, la mínima fue 8 105 grados-horas, la máxima 10 937 grados-horas y el promedio 9 261 grados-horas (Milne y Du Plessis, 1964).

Las larvas de *M. javanica* emergen del huevo con una reserva alimenticia igual a un tercio de su peso corporal. A 15°C, cerca de la mitad de esto se pierde entre 4 y 16 días en almacenamiento; y todo esto se pierde después de 16 días a 30°C, cuando la larva ya no es móvil e infectiva (Van Gundy y otros, 1967). No existe información disponible sobre las temperaturas de suelo a profundidades de 15 a 100 cm, donde la mayoría de nematodos del nódulo se encuentran, pero pueden obtenerse aproximaciones, estudiando las temperaturas aéreas. En esta capa del suelo hay poca variación diaria, pero los promedios máximo y mínimo para el mes más cálido y el mes más frío del año, se acercan a las temperaturas aéreas mostradas en mapas climáticos. Debajo de 1 a 3 metros, dependiendo de la localidad, las temperaturas del suelo permanecen constantes durante el año (Kellog, 1941).

Los mapas climáticos (Figuras 6.1 y 6.2) y el conocimiento imperfecto de la distribución de ciertas especies indica que:

a) El límite norte de *M. incognita* es alrededor de la línea isoterma de 30°F (-1,1°C) de la temperatura promedio en enero (Figura 6.1, A). El límite norte de *M. javanica* es probablemente cerca de la línea isoterma de 45°F (7,2°C) (Figura 6.1, B).

b) *M. hapla* puede sobrevivir en suelo congelado y puede reproducirse desde más o menos 15°C hasta alrededor de 28°C. No se establece en el campo

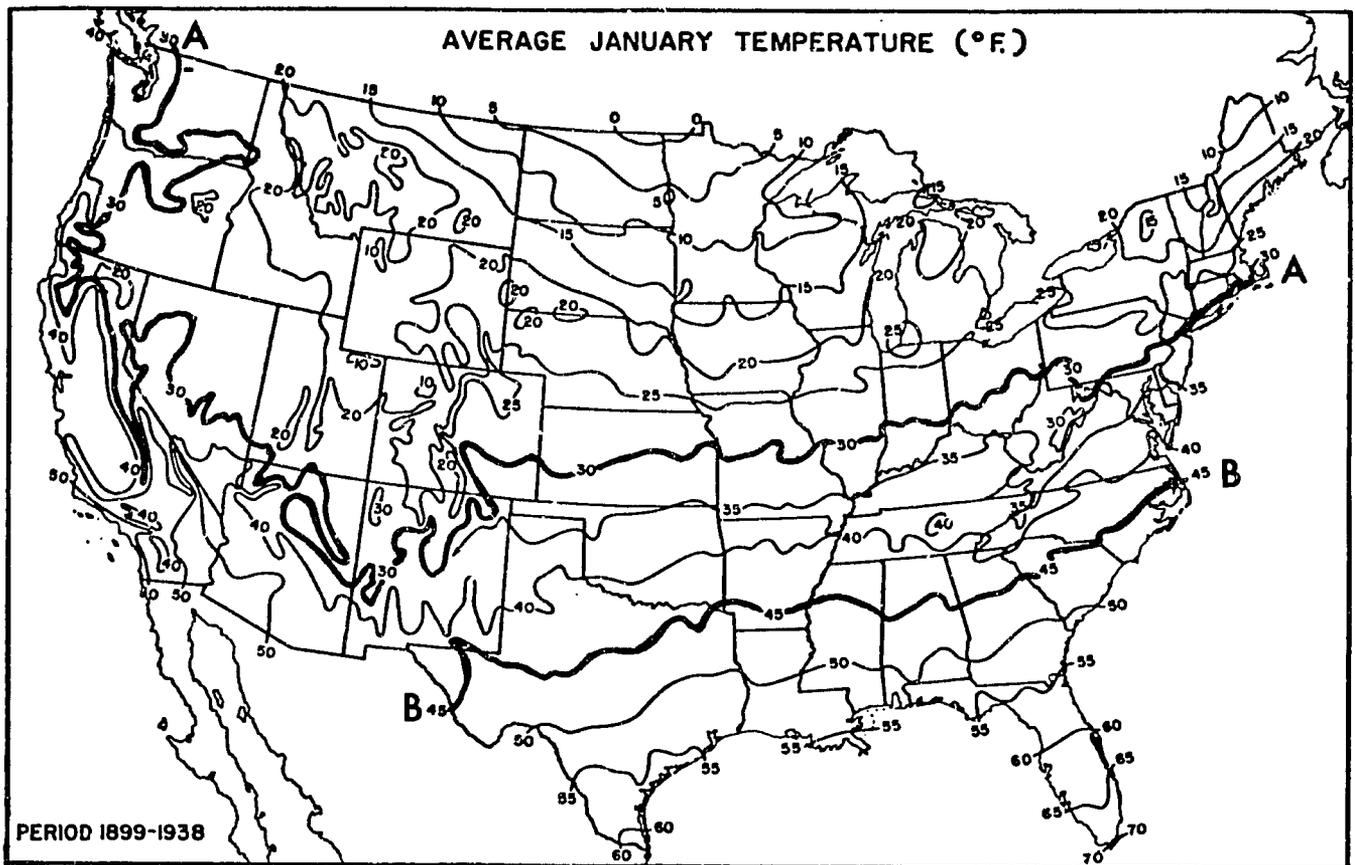


Figura 6.1. La línea A es el límite norte aproximado para el establecimiento permanente de *M. incognita* y *M. arenaria* en los Estados Unidos. Esta línea es la isoterma de 30°F (-1,1°C) para la temperatura promedio en enero. La línea isoterma de 45°F (7,2°C) (línea B) es el límite norte aproximado para el establecimiento permanente de *M. javanica* en los Estados Unidos. Nótese las líneas complicadas en los estados del oeste debido a las montañas. Mapa del Anuario de Agricultura del Departamento de Agricultura de Estados Unidos de América, correspondiente a 1941, p. 704.

en Estados Unidos más allá de la línea isoterma de 80°F (26,7°C) para la temperatura promedio de julio (Figura 6.2, B). Su límite norte es cerca de la línea isoterma de 65°F (18°C) (Figura 6.2, A).

## B. Humedad del Suelo

Las especies de *Meloidogyne* dependen del agua en el suelo para continuar su vida y todas sus actividades. Las larvas y los huevos mueren en suelo seco; pero pueden sobrevivir si hay suficiente humedad para mantener el aire del suelo con casi 100% de humedad (Peacock, 1957). Las larvas emergen rápidamente y se mueven con libertad a través de los poros del suelo (espacio entre las partículas del suelo) cuando hay suficiente agua para formar películas delgadas de agua sobre las partículas del suelo (Wallace, 1964 p. 114). Con bajo contenido de agua se inhibe la emergencia, porque algo de agua es extraída de los huevos, y el movimiento

de la larva es más difícil. En suelos muy húmedos, la emergencia puede inhibirse y el movimiento larval disminuir por falta de oxígeno.

## C. Textura del Suelo

Las larvas del nematodo tienen que moverse a través de los poros del suelo. El tamaño de estos espacios porosos depende del tamaño de las partículas del suelo. El movimiento es imposible si los espacios porosos son tan pequeños que les impidan a los nematodos deslizarse a través de ellos y la movilidad es aparentemente máxima cuando la proporción entre el diámetro de la partícula sobre la longitud del nematodo es alrededor de 1:3 (Wallace 1964. pp 110-112).

Muchos nematólogos han informado que el nematodo del nódulo de la raíz es más severo en suelos arenosos que en suelos arcillosos. En Ari-

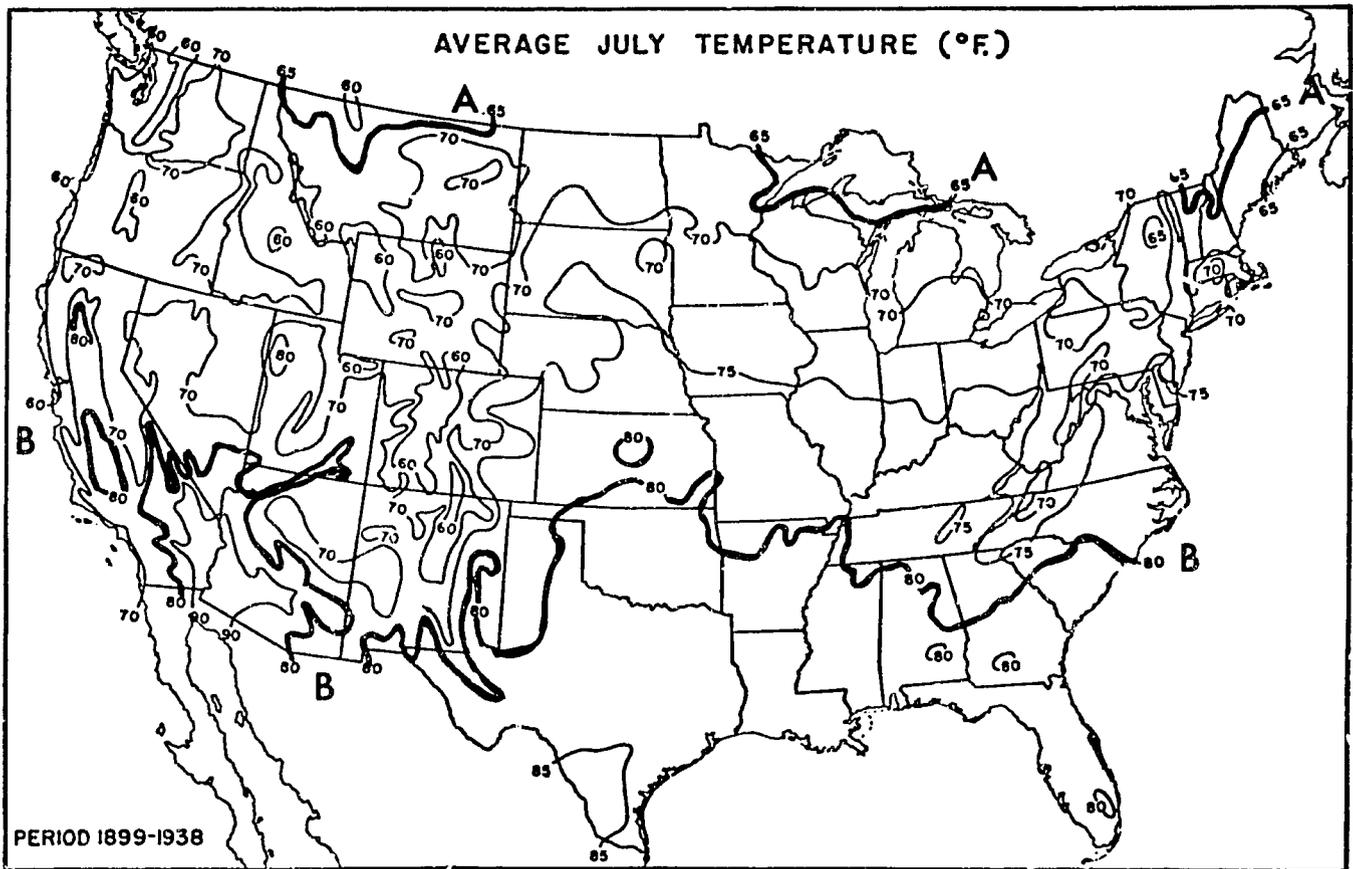


Figura 6.2. Límites aproximados al norte y al sur de Estados Unidos para el establecimiento permanente de *M. hapla*. A: La línea isoterma de 65°F (18°C) en julio. B: La línea isoterma de 80°F (26,7°C) en julio. *M. hapla*, *M. incognita* y *M. arenaria* ocurren entre la línea A de la Fig. 6.1 y la línea B de la Fig. 6.2. Tomado de la misma fuente que la figura 6.1, p.705.

zona (Estados Unidos) se compararon tres tipos de suelo: 1) arenas francas con cerca de 7% de arcilla, 6% de limo, 14% de limo grueso y 73% de arena; 2) franco-arenoso con 8% de arcilla, 8% de limo, 31% de limo grueso y 53% de arena; y 3) limo-franco con 20% de arcilla, 20% de limo, 26% de limo grueso y 34% de arena. En el campo, el nematodo del nódulo causó un daño severo a los cultivos de algodón sembrados en suelos con 50% o más de arena, y se obtuvieron incrementos de 70% en el rendimiento, con la aplicación de nematicidas. En el limo-arcilloso hubo pocos nódulos de la raíz y a veces un pequeño incremento en el rendimiento con el uso de nematicidas (O'Bannon y Reynolds, 1961).

Otros informes sobre la presencia y el daño a los cultivos por las especies de *Meloidogyne* en varias clases de suelo son conflictivos, posiblemente porque la textura del suelo se da solamente en términos generales. Pero existe un acuerdo general: en suelos con un gran porcentaje de arcilla, el daño

es mínimo; es máximo en suelos arenosos y las especies de *Meloidogyne* habitan una gran variedad de tipos de suelo.

#### D. Otros Factores del Suelo

##### 1. Efectos Osmóticos

Experimentos de laboratorio han mostrado que la eclosión de los huevos de *Meloidogyne* puede inhibirse por efectos osmóticos de sustancias químicas disueltas en agua. A medida que los suelos pierden humedad, la concentración de sales disueltas se incrementa; pero la presión osmótica raramente excede de dos atmósferas. Wallace (1966) encontró poca diferencia en la eclosión de los huevos de *M. javanica* en agua desionizada y soluciones de hasta 2,5 atmósferas, pero la eclosión disminuía hasta 12 atmósferas. Los huevos eclosionaron cuando el suelo se humedeció nuevamente y este efecto probablemente no es importante en el campo ex-

cepto en climas donde existe una prolongada estación seca cada año.

## 2. El pH del Suelo

El pH del suelo en un intervalo de 4,8 a 8,0, tiene poco efecto directo en las actividades de *Meloidogyne*. Si el pH está en un intervalo favorable para el desarrollo de la planta, los nematodos estarán activos (Wallace, 1971).

## 3. Exudados Radiculares

La emergencia de las larvas de *Globodera rostochiensis* puede ser incrementada varios cientos por ciento, colocando los quistes en exudado de raíces de plantas hospederas. Pruebas de eclosión de huevos de *Meloidogyne* en recipientes con plántulas de tomate produjeron incrementos que promediaron solamente alrededor del 24% en 10 días (Viglierchio y Lownsbery, 1960).

## 4. Oxígeno del Suelo

En dos experimentos se desarrollaron plantas con concentración normal de oxígeno en el suelo (21%) y concentración reducida a 5,5%; 3,5%; 2%, 0,6%, y 0% por 4 a 5 semanas. Las plantas sin oxígeno escasamente sobrevivieron; con 21% de oxígeno el desarrollo fue vigoroso; y con las otras concentraciones fue intermedio. El número de agallas producidas por infecciones secundarias se redujo casi en proporción a la disponibilidad de oxígeno a 5,5% y 3,5% y la reducción fue mayor a concentraciones más bajas. El número de larvas emergidas por masa de huevos se redujo a 55% a 5,5% de oxígeno y a 27% a 3,5%, y sólo pocos huevos se produjeron a 2%. Esta fue la primera evidencia directa de que la aereación del suelo afecta el desarrollo del nematodo (Van Gundy y Stolzy, 1961).

Wong y Mai (1973) encontraron que la cantidad de larvas de *M. hapla* que invadieron la lechuga fue 72% menor cuando el oxígeno se redujo a 10% y 44% menor cuando el oxígeno fue incrementado a 40%, comparado con el nivel normal de 21%.

## MEJORAMIENTO DE CULTIVARES DE PLANTAS PARA RESISTENCIA A LAS ESPECIES DE *MELOIDOGYNE*

### I. INTRODUCCION

Los nematólogos por lo general no son mejoradores de plantas, pero comúnmente cooperan con los fitomejoradores que desean incorporar resistencia a las especies de *Meloidogyne* en cultivares comerciales de plantas. Los nematólogos pueden ayudar en varias formas: 1) haciendo estudios de reconocimiento para evaluar la magnitud del problema de nematodos y la distribución de las especies involucradas, 2) estableciendo y multiplicando las poblaciones usadas como inóculo, 3) diseñando técnicas de evaluación y selección y cooperando con los fitomejoradores y técnicos en su uso, 4) ayudando a descubrir y probar ejemplares de fuentes de resistencia, 5) ayudando a revisar la literatura nematológica para obtener información útil al fitomejorador.

El uso extensivo de cultivares resistentes ha mostrado hasta ahora, en lo que a resistencia a nematodos se refiere, que tienen una longevidad indefinida. La posibilidad de desarrollo rápido y amplia distribución de biotipos de las especies de *Meloidogyne* que rompan la resistencia ha permanecido como una posibilidad remota. Tales biotipos no han sido encontrados en gran escala en campos agrícolas.

#### A. Naturaleza de la Resistencia

La resistencia a las especies de *Meloidogyne* puede definirse como una característica o un conjunto de características de las plantas que inhiben la reproducción de una o más especies de *Meloidogyne*. Para tener valor en el control práctico del nematodo del nódulo de la raíz, un cultivar resistente debe prevenir una gran proporción de la reproducción, generalmente 90% o más en comparación con los cultivares susceptibles de la misma especie.

Las plantas tolerantes tienen características que reducen el daño al desarrollo o rendimiento de una planta infectada por una especie de *Meloidogyne*. La tolerancia generalmente implica un considerable incremento en el rendimiento o desarrollo, comparado con cultivares de plantas que carecen de tolerancia o resistencia. Por estricta definición, las plantas tolerantes pueden ser altamente susceptibles. Como se usa generalmente, el concepto de "tolerancia" implica baja a moderada susceptibilidad.

La naturaleza de la resistencia de plantas a las especies de *Meloidogyne*, se conoce sólo parcialmente. La incapacidad de las larvas para penetrar

en las raíces por falta de atracción no ha sido la explicación en la mayoría de plantas examinadas. Las larvas penetran en las raíces de plantas resistentes o susceptibles en números casi iguales. En las raíces de plantas susceptibles, la formación de células gigantes (síncitos) es estimulada por la alimentación de la larva y la larva se desarrolla normalmente hasta la maduración, produciendo huevos de los cuales emergen larvas viables. En las plantas resistentes, esta secuencia puede ser interrumpida o fallar en cualquier punto. Las larvas pueden morir a causa de una reacción inmune rápidamente después que han comenzado a alimentarse. Sus células gigantes pueden no formarse o ser defectuosas. Si la formación de las células gigantes no es normal, las larvas pueden fallar en su desarrollo como adultos machos o hembras, o quizás producir pocos huevos viables o ninguno.

Endo (1971) discute la naturaleza de la resistencia recopilando información concerniente a los mecanismos involucrados.

#### B. Herencia de la Resistencia a las Especies de *Meloidogyne*

La resistencia a las especies de *Meloidogyne* puede deberse a un sólo gen mayor (resistencia vertical o resistencia específica a una raza). Las plantas con esta clase de resistencia son inmunes o hipersensitivas. O la resistencia puede deberse a varios genes menores, cada uno de los cuales tiene un efecto pequeño (resistencia horizontal o generalizada). Tal resistencia es cuantitativa, variando de alta a baja (Sasser, 1972c).

Ha sido encontrada resistencia a *M. javanica*, *M. incognita* y *M. arenaria* en muchas clases de hortalizas, pero la resistencia a *M. hapla* ha sido registrada en pocos casos (Singh, Bhatti y Singh, 1974). El Cuadro 7.1 lista los cultivares de hortalizas resistentes de acuerdo con Fassuliotis (1976) y el Cuadro 7.2 da los árboles y cultivos anuales resistentes.

### II. INCREMENTOS DEL RENDIMIENTO DEBIDO AL MEJORAMIENTO PARA RESISTENCIA

En pruebas de campo de cultivares y líneas mejoradas de soya (*Glycine max*) para resistencia a *M. incognita* y *M. javanica*, los cultivares susceptibles Hood (promedio de nodulación de 4,6 en una escala de 0 a 5) y Hampton 266 A (calificado 3,2) y el cultivar resistente Bragg (calificado 1,5) fueron

usados para compararlos con el material a ser probado. Un promedio de tres años de pruebas de campo con cuatro repeticiones por año en suelo libre de nematodos, indicó que el rendimiento potencial de los tres en la localidad probada no fue significativamente diferente: Hood 2 258 kg/ha, Hampton 2 546 kg/ha y Bragg 2 480 kg/ha.

En un experimento de rendimiento en suelo infectado con *M. incognita*, el rendimiento de Hood fue 209 kg/ha comparado con 1 641 kg/ha para Bragg, lo cual es un incremento de 1 432 kg/ha para el cultivar altamente resistente. Los rendimientos en un experimento similar fueron 1 049 kg/ha para Hampton y 1 809 para Bragg, un incremento de 760 kg/ha (Kinloch y Hinson, 1972).

Cuadro 7.1. Cultivares de hortalizas resistentes al nódulo de la raíz (Fassuliotis, 1976).

Nombre de la planta, especie de *Meloidogyne* y cultivares ordenado por número de referencia<sup>1</sup> ó VL<sup>2</sup>.

*Capsicum frutescens* (pimiento)

*M. arenaria*: Oakview Wonder, Red Chile (5); Burlington, California Wonder Special, Ruby King, Santanka x S (6); Nemaheart.

*M. incognita*: Red Chile (5); Santanka x S (6); Nemaheart.

*M. javanica*: Oakview Wonder, Red Chile (5); California Wonder Special, Early California Wonder, Santanka x S (6); Nemaheart.

*Glycine max* (soya comestible)

*M. incognita*: Mokapu Summer, Kailua, Kaikoo, Kahala (7);

*Ipomoea batatas* (camote)

*M. arenaria*: Heartogold (12); Acadian, Allgold, Centennial, Goldrush, Porto Rico (16); Maryland Golden (19).

*M. hapla*: Heartogold (12).

*M. incognita*: Nemaagold, Orlis, Heartogold (12); Kande (14); Tinian (PI 153655) (15); Jewel (16); Apache, Hopi, Sunnyside, Whitestar (18); Buster Haynes Red, Jasper, Keyline White, Red Jewel, White Bunch, White Triumph (VL).

*M. javanica*: Tinian (PI 153655) (15); Heartogold (16); Maryland Golden (19).

*Lycopersicon esculentum* (tomate) y otros *Lycopersicon* sp.

*M. arenaria*: Nematex (20); VFN-8 (32).

*M. hapla*: PI 270435 *Lycopersicon peruvianum* (21).

*M. incognita*: Nematex (20); Nemared (22); Anahu R (23); Atkinson (24); Pelican (25); Beefeater, Beefmaster, Sunburst, Vine Ripe (26); Roodeplaat Albesto (27); Gawaher (Giza-1) (28); Coldset, Small Fry (30); VFN-8 (32); Better Boy, Big Seven, Bonus (H), Peto 662 VFN, Red Glow (H), Terrific (H) (33); Anahu, Florida-Hawaii Cross, Gilestar, Hawaii-55, Kalohi, Merbein Canner, Merbein Early, Merbein Mid-Season, Merbein Monarch, Monte Carlo (34);

Bigset (H), BWN-21-F1, Calmart, Healani, Kewalo, Kolea, N-52 (H), Puunui, Ronita, Rossol, Tuckcross K, VFN Bush, VFN 368 (VL).

*M. javanica*: Nematex (20); Gawaher (Giza-1) (28); Atkinson, Healani, Kalohi (31); VFN-8 (32); Anahu (34).

*Phaseolus limensis* (haba)

*M. incognita*: Hopi 5989, Westan (3); Nemaagreen (4); White Ventura N.

*Phaseolus vulgaris* (frijol común)

*M. incognita*: Alabama Nos. 1, 18, 19, Coffee Wonder, Isabel resistente a nematodos, Springwater Half Runner, Wingard Wonder (1); Manoa Wonder (2).

*Vigna sinensis* (arveja del Sur, garbanzo)

*M. arenaria*: Brown Seeded Local, Mississippi Crowder, Purple Hull Pink Eye (8); Iron (10).

*M. hapla*: Iron (10).

*M. incognita*: Brown Seeded Local, Mississippi Crowder, Purple Hull Pink Eye (3); Iron (10); Blackeye 5 and 7, Browneye 7 and 9, Chinese Red, Chino 2, Early Red, Early Sugar Crowder, Groit, Iron 3-5, 9-1, 9-10, New Era, Red Ripper, Rice, Suwanee, Victor (11); Brabham Victor, California Blackeye No. 5, Clay, Colossus, Floricream, Magnolia Blackeye, Mississippi Purple, Mississippi Silver, Zipper Cream (VL).

*M. javanica*: Brown Seeded Local, Mississippi Crowder, Purple Hull Pink Eye (8); Iron (10).

1. Cultivares desarrollados comercialmente no tienen número de referencia.

2. VL indica que el cultivar fue probado en el laboratorio de investigación en hortalizas, Charleston, Carolina del Sur, Estados Unidos.

Referencias: 1. Blazey y otros, 1964. 2. Hartmann, 1968. 3. Allard, 1954. 4. Wester y otros, 1958. 5. Hare, 1956. 6. Hare, 1957. 7. Gilbert y otros, 1970. 8. Choudhury y otros, 1969. 9. Hare, 1959. 10. James, 1969. 11. Thomason y McKinney, 1960. 12. Cordner y otros, 1954. 13. Elmer, 1950. 14. Elmer, 1958. 15. Gentile y otros, 1962. 16. Giamalva y otros, 1960. 17. Giamalva y otros, 1963. 18. Martin y otros, 1970. 19. Sasser, 1954. 20. Dropkin, 1969. 21. Dropkin y otros, 1967. 22. Fassuliotis y Corlet, 1967. 23. Gilbert y otros, 1969. 24. Greenleaf, 1967. 25. Hernandez y otros, 1972. 26. Jenkins (sin fecha). 27. Joubert y Rappard, 1971. 28. Moh y otros, 1972. 29. Rebois y otros, 1973. 30. Sidhu y Webster, 1973. 31. Sikora y otros, 1973. 32. Singh and Choudhury, 1973. 33. Southards, 1973. 34. Winstead y Riggs, 1963.

Cuadro 7.2. Cultivares de plantas anuales y forestales resistentes al nódulo de la raíz. (Si no se especifica otra cosa, estos cultivares han sido registrados como altamente resistentes a la especie de *Meloidogyne* citada.

Plantas, especie de *Meloidogyne* y cultivares.

*Arachis hypogaea* (maní): Todos los cultivares son resistentes a todas las especies de *Meloidogyne* excepto *M. arenaria* y *M. hapla*, Minton y Hammons (1975) probaron 512

- entradas sin encontrar resistencia significativa a *M. arenaria*. Lista disponible de N. A. Minton, Georgia Coastal Plain Expt. Station, Tifton, GA 31794, Estados Unidos.
- Avena* sp. (avena). *M. naasi*: Wintok.
- Coffea* spp. (café). *M. exigua*: *C. arabica*-N39, Amfillo 1141-2, Dalle mixed 1150-2, Tafara Kela 1161-9 and Barbuk Sudan 1171-26. *C. canephora*- Colecciones Robusta 3 y 10, Laurentii Col. 10, Kawisari Cols. 6 y 8, y Bukobensis. *C. congensis*-Bangelan 5. *C. eugenoides*-un cultivar sin nombre, Curie y otros, 1970.
- Glycine max* (soya): *M. incognita*: Hampton, Laredo Delmar, Hutton, Peking, Hill, Dyer, Hill, Dyer, Bragg, Jackson y Hardee. Moderadamente resistente: Blackhawk, Habard, Monroe, Illsoy, Bethel, Dare, York, Hood, Amredo, Laredo, Palmetto y Roanoke.
- M. javanica*: Hampton es moderadamente resistente.
- M. hapla*: Illsoy y Bragg son moderadamente resistentes.
- M. arenaria*: Dyer y Bragg. Ibrahim, Ibrahim y Massoud, 1972; Hinson y otros, 1973; Good, 1973.
- Gossypium hirsutum* y otros *Gossypium* spp. (algodón). Todos los cultivares y especies son resistentes a todas las especies de *Meloidogyne* excepto algunas razas de *M. incognita*. Resistentes a esta raza: Auburn 56, Cleve-wilt 6, Bayou, una selección silvestre de *Gossypium barbadense* y otra silvestre de México. Minton, 1962. (Nota: Debido a las transferencias taxonómicas y resistencia variable de los cultivares de algodón hay una considerable confusión sobre la resistencia de los cultivares de algodón. Es aconsejable realizar pruebas locales antes de hacer recomendaciones. Sasser 1972b.)
- Lespedeza cuneata* (lespedeza). *M. hapla*: Selección 11,397 de Beltsville 23-864-8 y Alabama Inbred 503. Adamson y otros, 1974.
- Medicago sativa* (alfalfa). *M. incognita*: African, Hairy Peruvian, India, Sirsa and Sonora. Reynolds y otros, 1970. *M. javanica*: African, India and Moapa. Reynolds y O'Bannon, 1960.
- Nicotiana tabacum* y otras *Nicotiana* spp. (tabaco). *M. incognita*: Coker 86, 254, 258 y 347; NC 79, 88, 95, 98 y 2512; Speight G-23, G-28, G-33 y G-41; GA. 1469; y Virginia 080 y 770. Todd, 1976b.
- M. javanica*: *N. repanda* y un cruce, *N. repanda* x *N. sylvestris*. Calitz y Milne, 1962.
- Oryza sativa* (arroz). *M. incognita* y *M. javanica*: 'International. Ibrahim, Ibrahim y Rezk, 1972.
- Prunus armeniaca* (melocotón). *M. incognita* y *M. javanica*: La mayoría de los cultivares es inmune. Lownsbey y otros, 1959.
- Prunus persica* (pera). *M. incognita*. Okinawa, Rancho Resistant, S-37, Shalil y Yunnan. Algunas selecciones de Bokhara y de Fort Valley 234-1 son resistentes, otras son susceptibles.
- M. javanica*: Fort Valley 234-1 y Okinawa. Lownsbey y otros, 1959 y Burdett y otros, 1963.
- Prunus* spp. (ciruela). *M. incognita* y *M. javanica*: Marianna 2524 y 2623, Myrolaban 29, 29C, 29D y 29G. Lownsbey y otros, 1959.
- Vicia* spp. (vicia). *M. incognita* y *M. javanica*: Alabama 1894, Warrior y 28 de 36 líneas mejoradas de un cruce interespecífico, Alabama 1894 x P.I. 121275. Minton y otros, 1966.
- Zea mays* (maíz). *M. arenaria*, *M. hapla*, *M. incognita* y *M. javanica*: 14 cultivares probados fueron inmunes a *M. hapla*. La reproducción de otras especies fue variable en todos los cultivares y fue más baja en Pioneer 309B, Pioneer 511A y McNair 340. Baldwin y Barker, 1970b.

IDENTIFICACION DE ESPECIES DE *MELOIDOGYNE* DE CLIMAS FRIOS

## I. INTRODUCCION

La identificación de especies de *Meloidogyne* es básica para la investigación y la publicación de los resultados de esa investigación. Si la identificación es correcta, la información de la investigación es automáticamente agregada al conocimiento existente de la especie y encaja en el lugar correcto. Si la identificación es errónea, la información de la investigación puede ser agregada a la información sobre otra especie a donde no pertenece y causa confusión.

La identificación de especies de *Meloidogyne* puede ser facilitada dividiendo las 36 especies, en grupos según el clima y los hábitos del hospedero.

## A. Agrupamiento de Especies

El clima es determinado en parte por la latitud y altitud, y en parte por la proximidad de grandes superficies de agua, especialmente si pasan cerca corrientes oceánicas calientes o frías. Estos efectos se notan en los mapas climáticos con líneas isotermas (Figuras 6.1 y 6.2).

Como se discutió antes (Capítulo 6, I) el límite norte para *M. incognita* es alrededor de la línea isoterma de 30°F (-1,1°C) de las temperaturas promedio de enero y el límite norte para *M. javanica* es cerca de la línea isoterma de 45°F (7,2°C) (Figura 6.1). *M. hapla* ocurre regularmente al norte de estas líneas y también al sur hasta la línea isoterma de 80°F (26,7°C) para la temperatura promedio de Julio (Figura 6.2). Esto sugiere que *M. hapla* y otras 11 especies originalmente descritas de climas fríos pueden ser agrupadas como se ha hecho en el Cuadro 8.1. *M. incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* y otras 21 especies descritas de climas templados son agrupados en el Cuadro 9.1.

Las especies son posteriormente divididas en grupos por las clases de plantas hospederas preferidas. Las especies de *Meloidogyne* que no tienen amplio rango de hospederos tienden a preferir hospederos de una o más familias de plantas o grupos tales como pastos, plantas leñosas o especies de un género. Estas especies tienen otras plantas hospederas pero es comparativamente pequeña la probabilidad de que sean encontradas en el campo en una planta hospedera, fuera del grupo en el cual son agrupadas.

Cuadro 8.1. Especies de *Meloidogyne* de climas fríos agrupados por preferencias de hospederos con sus hospederos típicos, localidades típicas y promedio de la longitud larval.

Especie y preferencia de hospedero	Hospedero típico	Localidad típica	Long. larval (*) (mm)
Numerosos hospederos:			
<i>M. hapla</i>	<i>Solanum tuberosum</i>	Nueva York, E.E.U.U.	0,430
Plantas leñosas:			
<i>M. ardenensis</i>	<i>Vinca minor</i>	Inglaterra	0,412
<i>M. deconincki</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	Bélgica	0,370
<i>M. litoralis</i>	<i>Ligustrum</i> sp.	Francia	0,390
<i>M. mali</i>	<i>Malus prunifolia</i>	Japón	0,420
<i>M. ovalis</i>	<i>Acer saccharum</i>	Wisconsin, E.E.U.U.	0,390
Gramíneas:			
<i>M. microtyla</i>	<i>Festuca rubra</i>	Ontario, Canadá	0,375
<i>M. naasi</i>	<i>Hordeum vulgare</i>	Inglaterra	0,441
<i>M. ottersoni</i>	<i>Phalaris arundinacea</i>	Wisconsin	0,465
Crucíferas y leguminosas:			
<i>M. artiellia</i>	<i>Brassica oleracea capitata</i>	Inglaterra	0,352
Otros hospederos:			
<i>M. kirjanovae</i>	<i>Lycopersicon esculentum</i>	Rusia	0,396
<i>M. tadshikistanica</i>	<i>Pelargonium roseum</i>	Rusia	0,392

\* Longitud de la mediana. En la mayoría, las longitudes máxima y mínima son alrededor de 12% de la mediana más o menos la mediana, respectivamente.

En cualquier caso la conveniencia práctica de la agrupación compensa la posibilidad de que se cometa algún error temporal. La identificación debe siempre confirmarse por un estudio de varios caracteres distintos de la especie. Con ese objetivo se incluyen en este libro las reproducciones de las ilustraciones de la descripción original o de la mejor descripción disponible. Si no se encuentran los caracteres descritos será obvio que se ha cometido un error o que la población es de una nueva especie. Si la población no puede ser identificada como alguna de las especies ilustradas en este libro, el material debe ser enviado al laboratorio del Proyecto Internacional de *Meloidogyne* o a un taxónomo profesional.

## II. ESPECIES DE CLIMAS FRIOS

### A. *M. hapla*

*M. hapla* es la más abundante de las 12 especies de climas fríos. Presenta una amplia distribución y tiene muchas plantas hospederas, incluyendo cultivos económicos y malezas. En la prueba de hospederos diferenciales de Carolina del Norte, *M. hapla* causa agallas y se reproduce en tabaco, pimiento y maní, pero no en sandía o algodón. El promedio de longitud de la larva\* es 0,43 mm (0,395-0,466 mm). Otros caracteres se muestran en la Figura 8.1. El patrón perineal está formado por estrías lisas. La mayoría de patrones son casi redondos (Figuras 8.1, J-M y 8.2); algunos se extienden a uno o ambos lados formando "alas" (Figura 8.1, J, L, N). Por lo general se observan puntuaciones cerca del término de la cola (Figura 8.2). Las larvas pueden tener cola roma o bífida (Figura 8.1, T, U). Las agallas causadas por *M. hapla* generalmente tienen una o más raicillas laterales cortas (Figura 8.3).

### B. Especies que Infectan Plantas Leñosas

Las cinco especies en este grupo, con sus hospederos tipos, otros hospederos y localidades tipos son:

*M. mali*: *Malus prunifolia* Borkh., otras especies de manzano, Norte de Japón.

*M. ovalis*: *Acer saccharum* Marshall, otras especies de Acer, Wisconsin, E.E.U.U.

*M. litoralis*: *Ligustrum* sp., Costa norte de Francia (Pas de Calais).

*M. ardenensis*: *Vinca minor* (periwinkle), *Ligustrum vulgare*, *Fraxinus excelsior* (fresno) Inglaterra.

*M. deconincki*: *Fraxinus excelsior* (ash), *Rosa* sp., Bélgica.

\* La media (o mediana) se define como el promedio de los valores más alto y más bajo incluidos en la descripción original de la especie.

La longitud promedio y los rangos de las larvas de estas cinco especies son similares y no tienen valor en identificación. Los patrones perineales de *M. mali* (Figura 8.4, I, J), *M. litoralis* (Figura 8.5, D), y *M. ovalis* (Figura 8.6, I-K) son redondos a oblongos. *M. mali* tiene fasmidios grandes, las otras dos no. Los machos y larvas de *M. mali* tienen campos laterales que son de un ancho no común (Figura 8.4, D, E, O): son cerca de la mitad del ancho del cuerpo. Las hembras de *M. litoralis* tienen un poro excretor situado a una distancia del extremo anterior equivalente a  $\frac{1}{2}$  de la longitud del estilete (Figura 8.5, A), las de *M. ovalis* (Figura 8.6, H) cerca de  $1\frac{1}{2}$  longitudes del estilete y *M. mali* (Figura 8.4, P) cerca de 2 longitudes del estilete. Estas diferencias y un estudio de las ilustraciones separará las tres especies.

*M. ardenensis* y *M. deconincki* son muy parecidas y ambas tienen al fresno (*Fraxinus excelsior*) como planta hospedera. Las hembras de ambas especies tienen el poro excretor a una distancia de la región labial, equivalente a  $\frac{1}{2}$  de la longitud del estilete. (Figuras 8.7, A, B, y 8.8, A). Los patrones perineales de ambos tienden a tener arcos aplanados. Aparentemente las dos pueden ser mejor separadas por detalles del patrón perineal (Figuras 8.7, D-F y 8.8, D-G).

### C. Especies Parásitas de Gramíneas

Tres especies de *Meloidogyne* de climas fríos, son parásitas de pastos. Sus plantas hospederas y localidades son:

*M. microtyla*: *Festuca rubra* cv Elco (cañuela), Ontario (sur de Canadá).

*M. naasi*: *Hordeum vulgare* (cebada), Inglaterra.

*M. ottersoni*: *Phalaris arundinacea* (pasto canario), Wisconsin (norte de Estados Unidos).

Otros hospederos de *M. microtyla* incluyen avena (*Avena sativa*), cebada (*Hordeum vulgare*), trigo (*Triticum vulgare*) y centeno (*Secale cereale*). Hubo ligero agallamiento y reproducción en bromo (*Bromus inermis*), pasto de huertos (*Dactylis glomerata*) y timoti (*Phleum pratense*), pero no en maíz (*Zea mays*). Tiene reproducción con ligero agallamiento en trébol blanco (*Trifolium repens*) y ligera reproducción sin agallamiento en trébol rojo (*T. pratense*). La remolacha azucarera (*Beta saccharifera*) fue ligeramente agallada con alguna reproducción (Mulvey y otros, 1975).

Los hospederos de *M. naasi* incluyen cebada, trigo, ballico (*Lolium perenne* y *L. multiflorum*), grama (*Agropyron repens*), cebolla cespá (*Arrhenatherum elatius*), pata de gallo (*Dactylis glomerata*), cañuela (*Festuca pratensis*), pasto azul (*Poa annua* y *P. trivialis*) y remolacha azucarera.

Las larvas de *M. microtyla* tienen colas con punta roma redonda (Figura 8.9, B); las de *M. naa-*

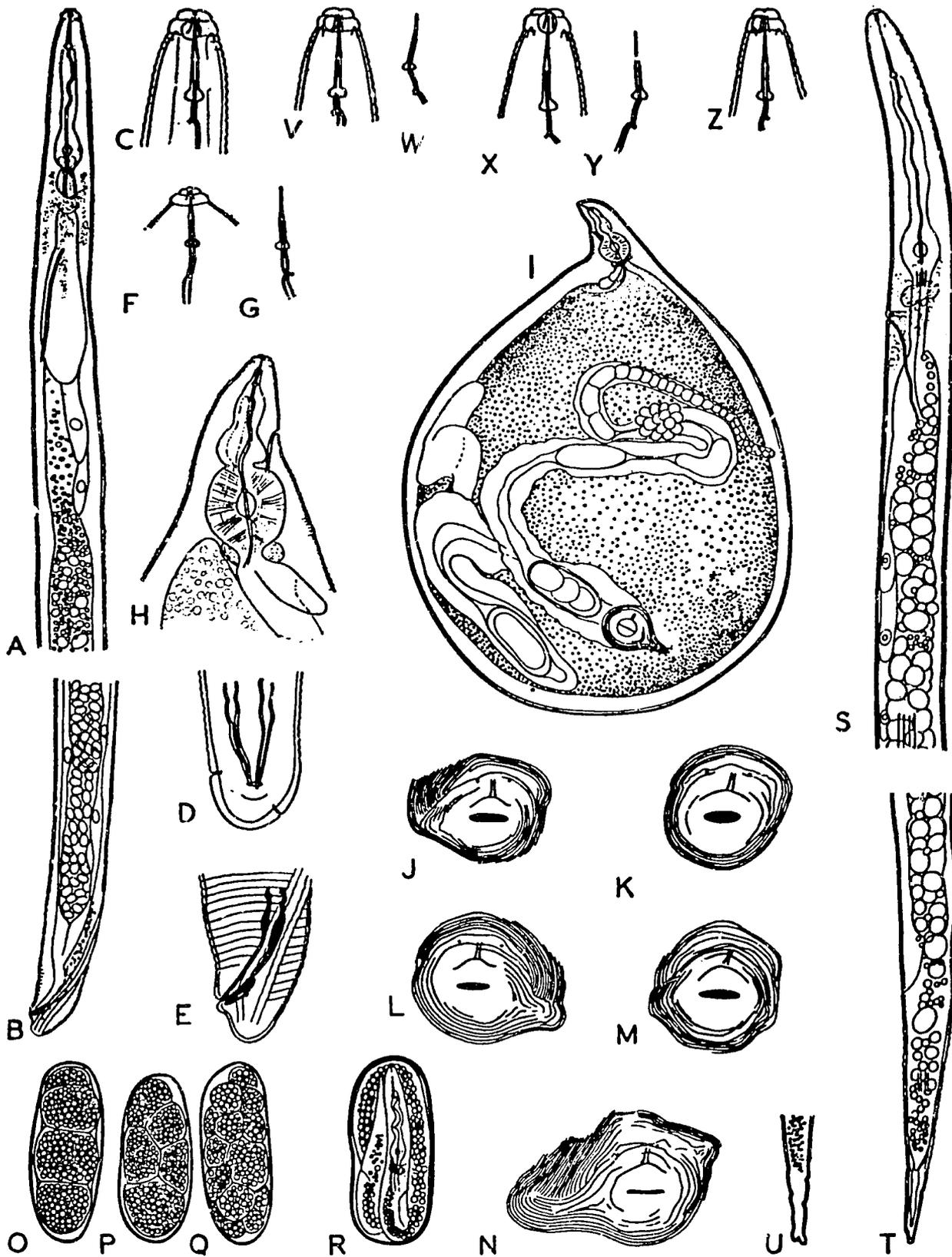


Figura 8.1. *Meloidogyne hapla*. A-E, V, X, Z: Macho. F, G: Estiletes de la hembra. H-N: Parte anterior de la hembra, diagrama del cuerpo y cinco patrones perineales de los cuales el J, L, y N tienen alas. O-R: Huevos. S-V: Larvas. Chitwood, 1949.



Figura 8.2. *Meloidogyne hapla*. Fotografías de patrones perineales. Los cuatro tienen puntuaciones en un área pequeña sobre el ano, las cuales pueden o no ser visibles según la fijación y el montaje. Las estrías son lisas a ligeramente onduladas.

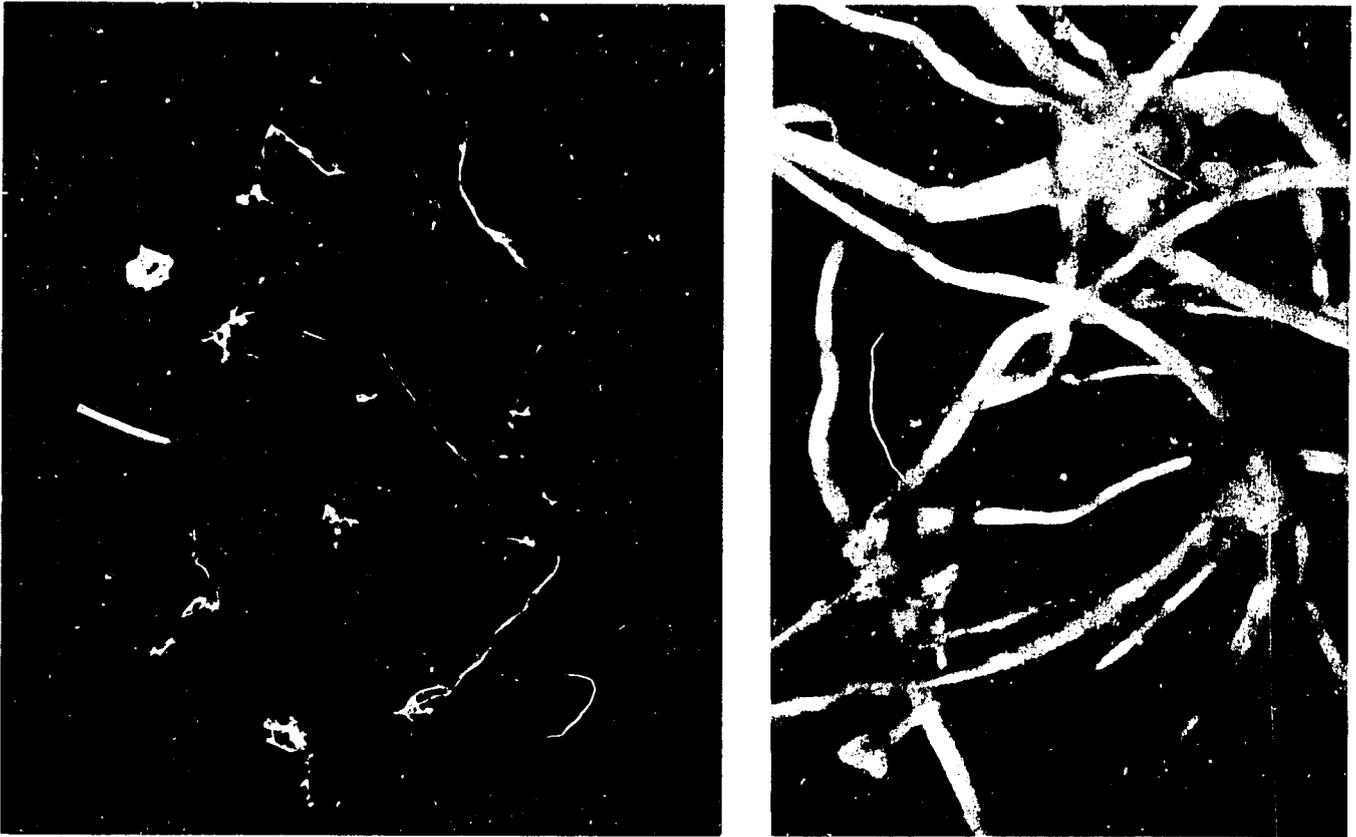


Figura 8.3. Raíces de tomate (izquierda) y raíces de maní (derecha) con agallas causadas por *Meloidogyne hapla*. Las raíces laterales que se desarrollan de las agallas son características de esta especie.

si, tienen colas que se adelgazan hasta formar una punta redondeada que a veces es bífida (Figura 8.10, G, J). Algunas hembras de *M. naasi* tienen el cuello ventralmente colocado y una pequeña protuberancia posterior (Figura 8.11). El poro excretor es ligeramente anterior a los nódulos del estilete (Figura 8.10, A); en *M. microtyla* está 3 a 4 anillos después de la base del estilete. Los patrones perineales de *M. naasi* tienen fasmidios grandes y un doblez de la cutícula cubriendo el ano. Si se toman los fasmidios por ojos y la vulva por boca, el patrón redondeado se asemeja a una cara de mono (Figura 8.10, K-M). Los patrones de *M. microtyla* no son redondeados pero tienen pequeños hombros (Figura 8.9, D, E).

*M. ottersoni* fue originalmente descrita como *Hypsoperine ottersoni*. La hembra tiene un cuello situado ventralmente y una distintiva protuberancia posterior (Figura 8.12, L-Q). La cola de la larva es 6 a 7 veces más larga que el diámetro del cuerpo en la región del ano (Figura 8.12, B). Los bulbos del estilete de la hembra son muy pequeños y el poro excretor de la hembra está justamente después de esos bulbos (Figura 8.12, I).

*M. artiellia* fue descrita como un parásito de la col (*Brassica oleracea capitata*) en Inglaterra. También ataca barrilla (*B. oleracea* v. *acephala*), col de Bruselas (*B. oleracea* v. *gemmifera*), nabo sueco (*B. napus* v. *napobrassica*), arveja (*Pisum sativum*), bean (*Vicia faba*), trébol (*Trifolium pratense*), alfalfa (*Medicago sativa*). Esta especie es fácilmente identificada por el distintivo patrón perineal y la cola corta de la larva, su longitud es de cerca de dos diámetros del cuerpo en la región del ano (Figura 8.13, HI).

*M. tadshikistanica* infecta sólo dos hospederos, *Pelargonium roseum* (Geraniaceae) y la planta araña (*Tradescantia* sp.). De acuerdo con Whitehead (1968) difiere de *M. incognita* en que el poro excretor de la hembra está opuesto al bulbo esofágico medio (Figura 8.14, A). Comparado con el poro casi opuesto a los bulbos del estilete en *M. incognita*.

*M. kirjanovae* fue descrita como parásita de tomate (*Lycopersicon esculentum*) en Rusia (Figura 8.15).

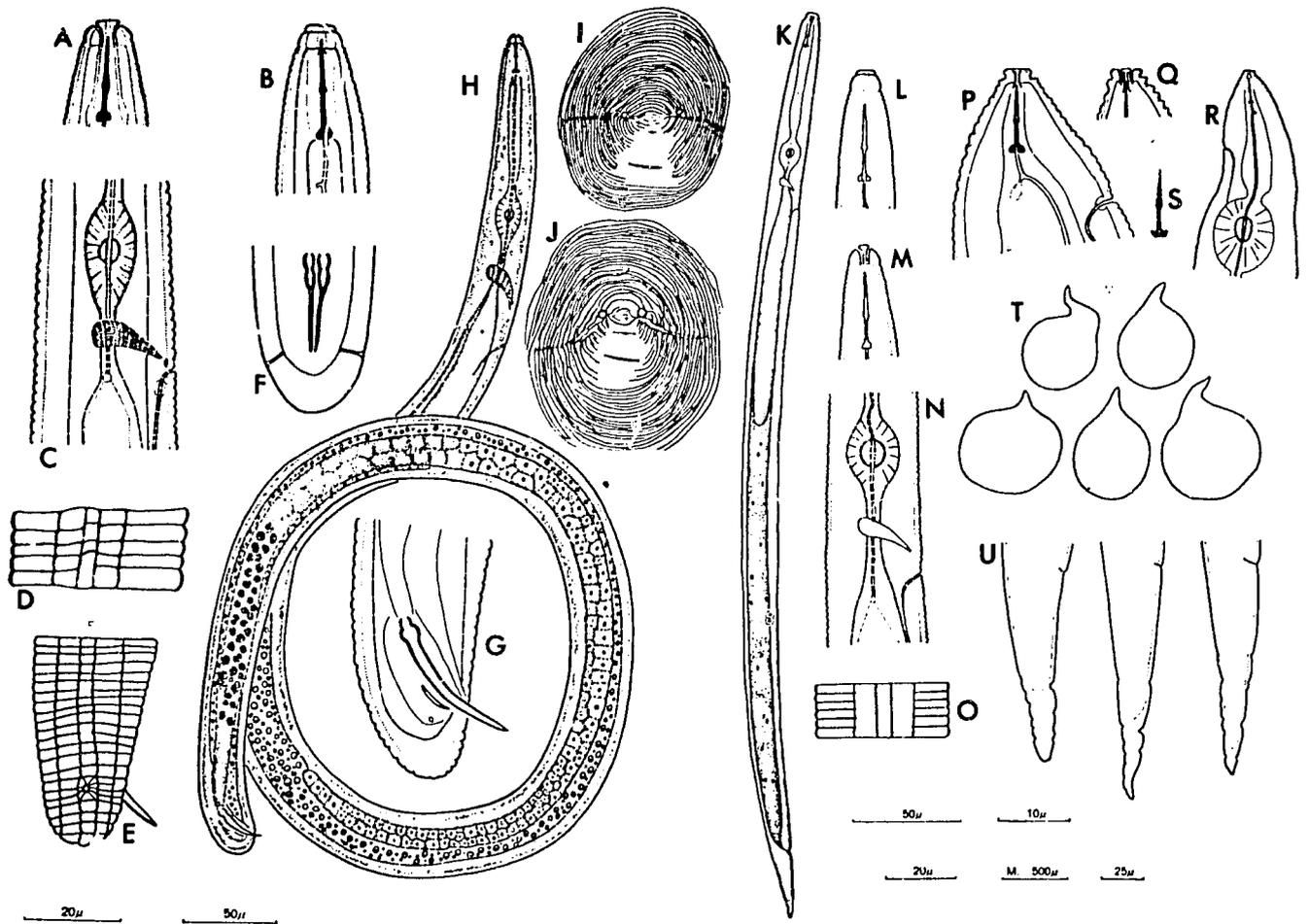


Figura 8.4. *Meloidogyne mali*. A-H: Macho. I, J: Patrones perineales. K-O, U: Larvas. P-T: Hembra. Los anchos campos laterales de los machos y de las larvas y la posición del poro excretor en la hembra son caracteres útiles en identificación. Itoh, Ohshima e Ichinohe, 1969.

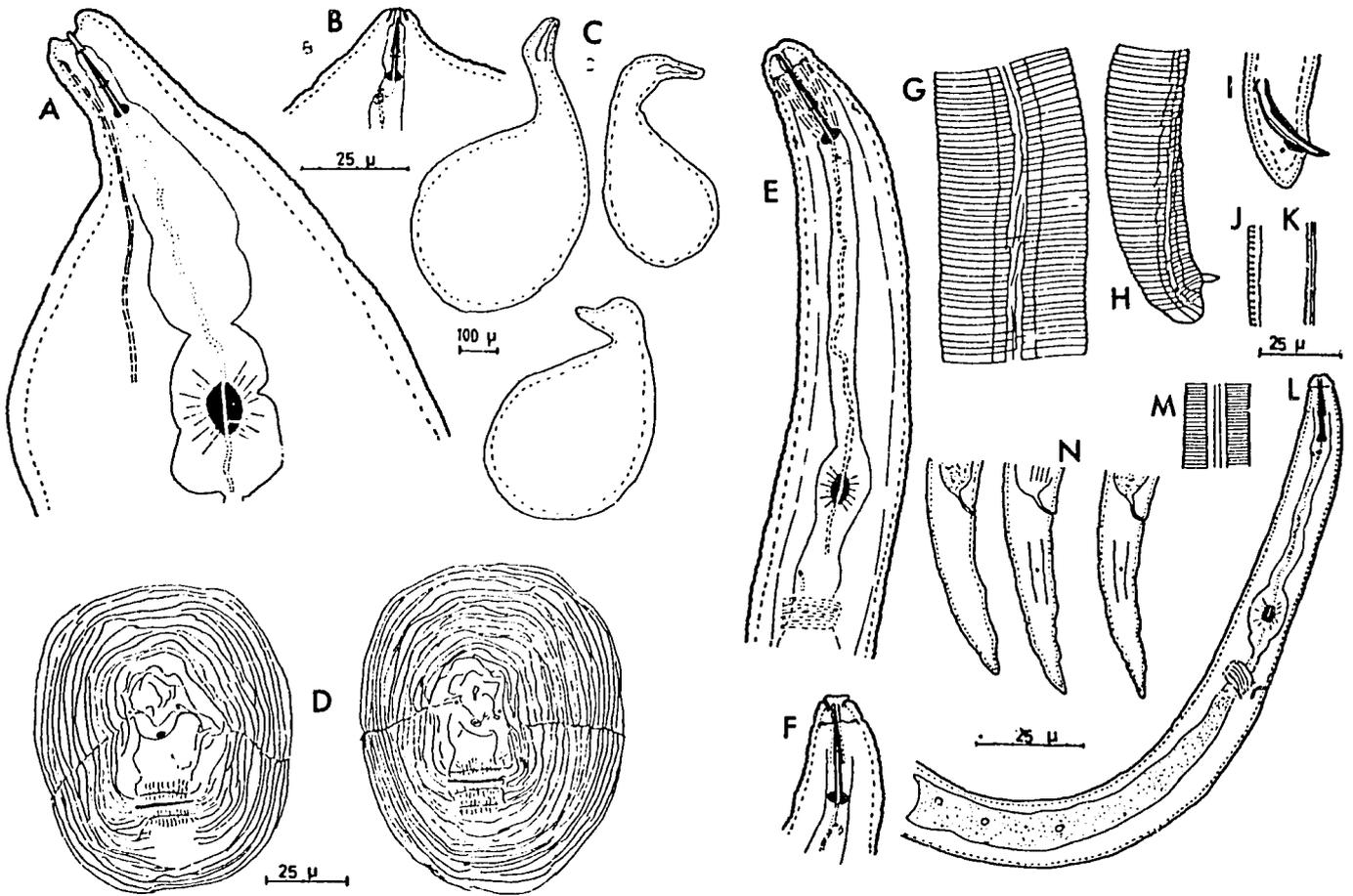


Figura 8.5. *Meloidogyne litoralis*. A-D: Hembra. E-K: Macho. L-N: Larvas. Para distinguir esta especie de *M. mali* y *M. ovalis*, se examina si la posición del poro excretor de la hembra está opuesto al estilete. Elmiligy, 1968.

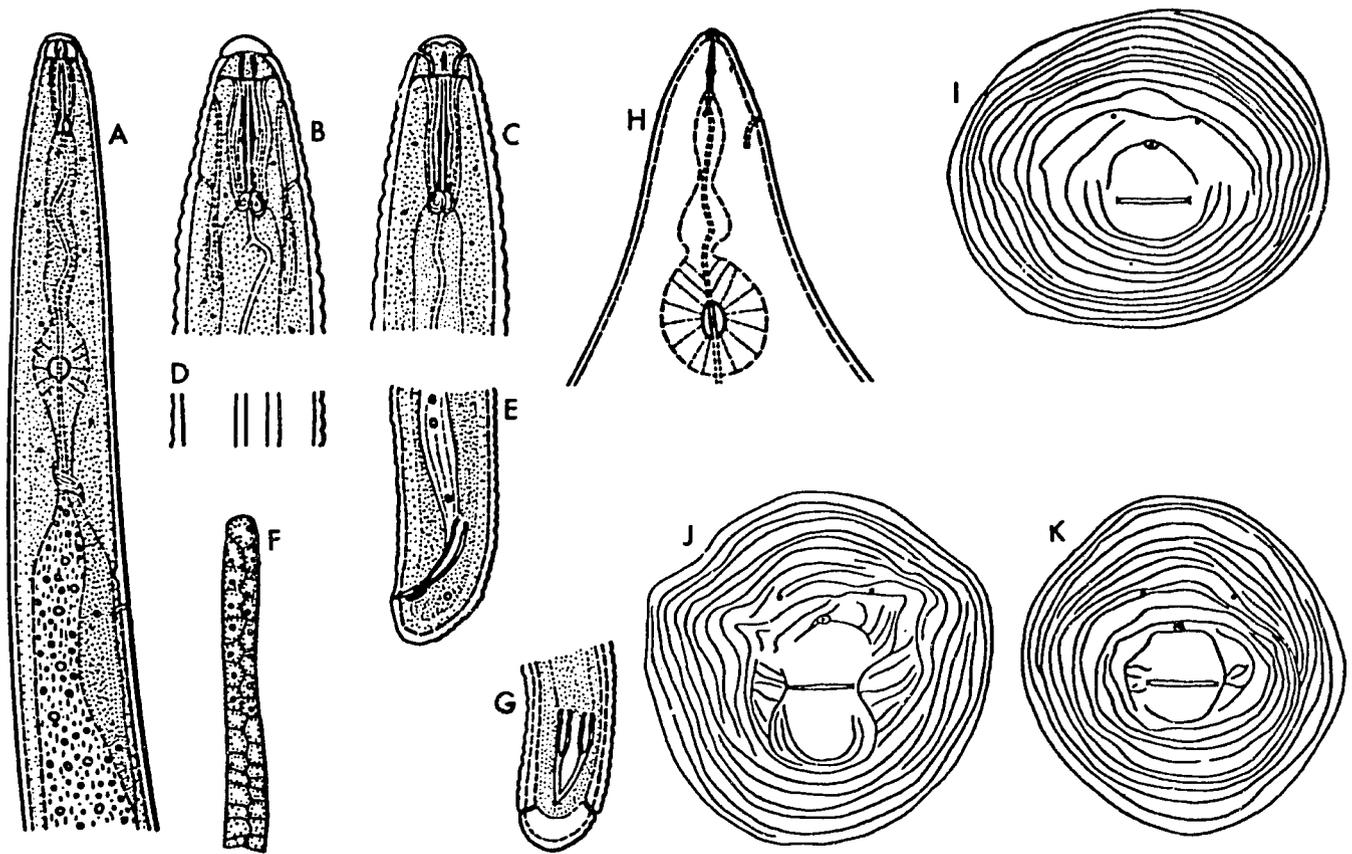


Figura 8.6. *Meloidogyne ovalis*. A-G: Macho. H-K: Hembra. El patrón redondo de la hembra es distintivo para la separación de otras especies de climas fríos que infectan plantas leñosas. Riffle, 1963.

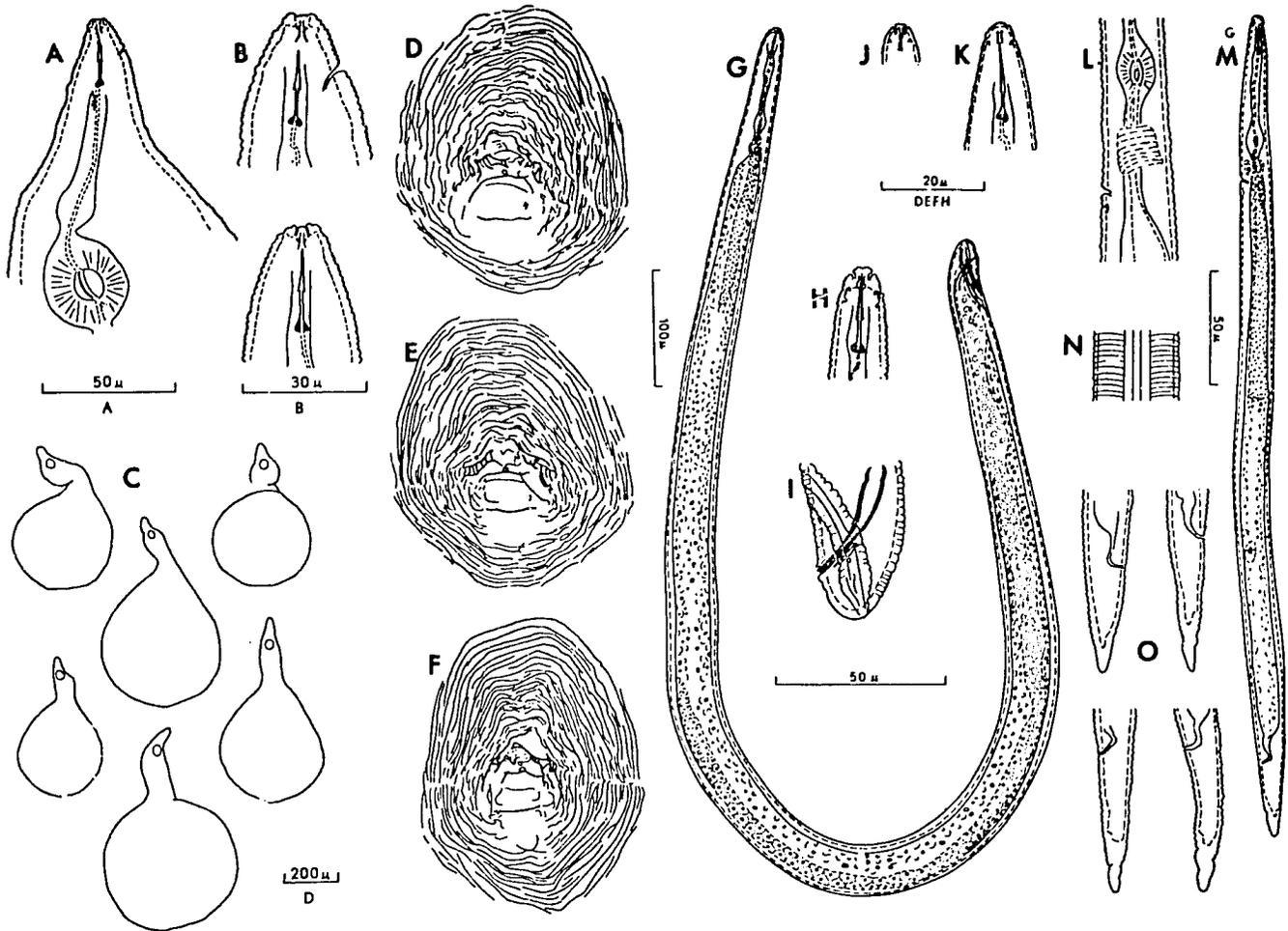


Figura 8.7. *Meloidogyne ardenensis*. A-F: Hembra. G-I: Macho. K-O: Larva. Compárese el patrón perineal con la Figura 8.8. Santos, 1967.

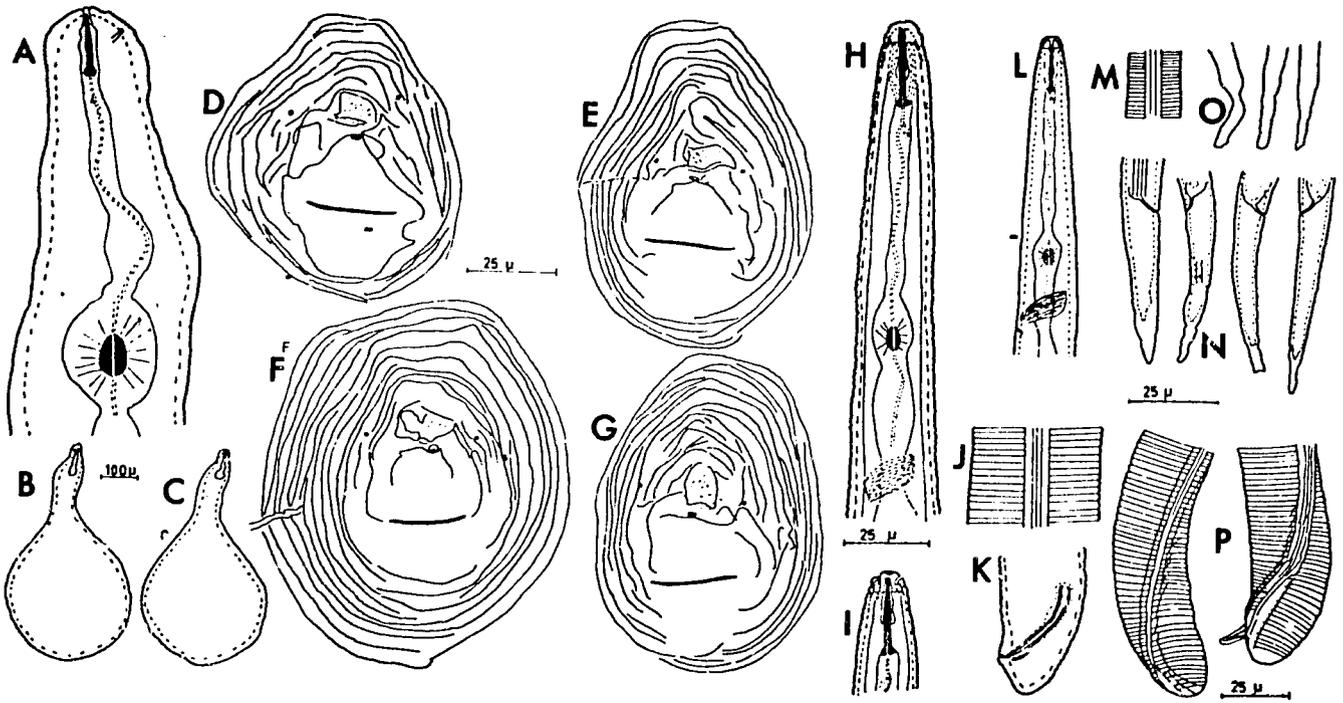


Figura 8.8. *Meiodogyne deconincki*. A-G: Hembra. H-L, P: Macho. M-O: Larvas. Compárese el patrón perineal con la Figura 8.7. Elmiligy, 1968.

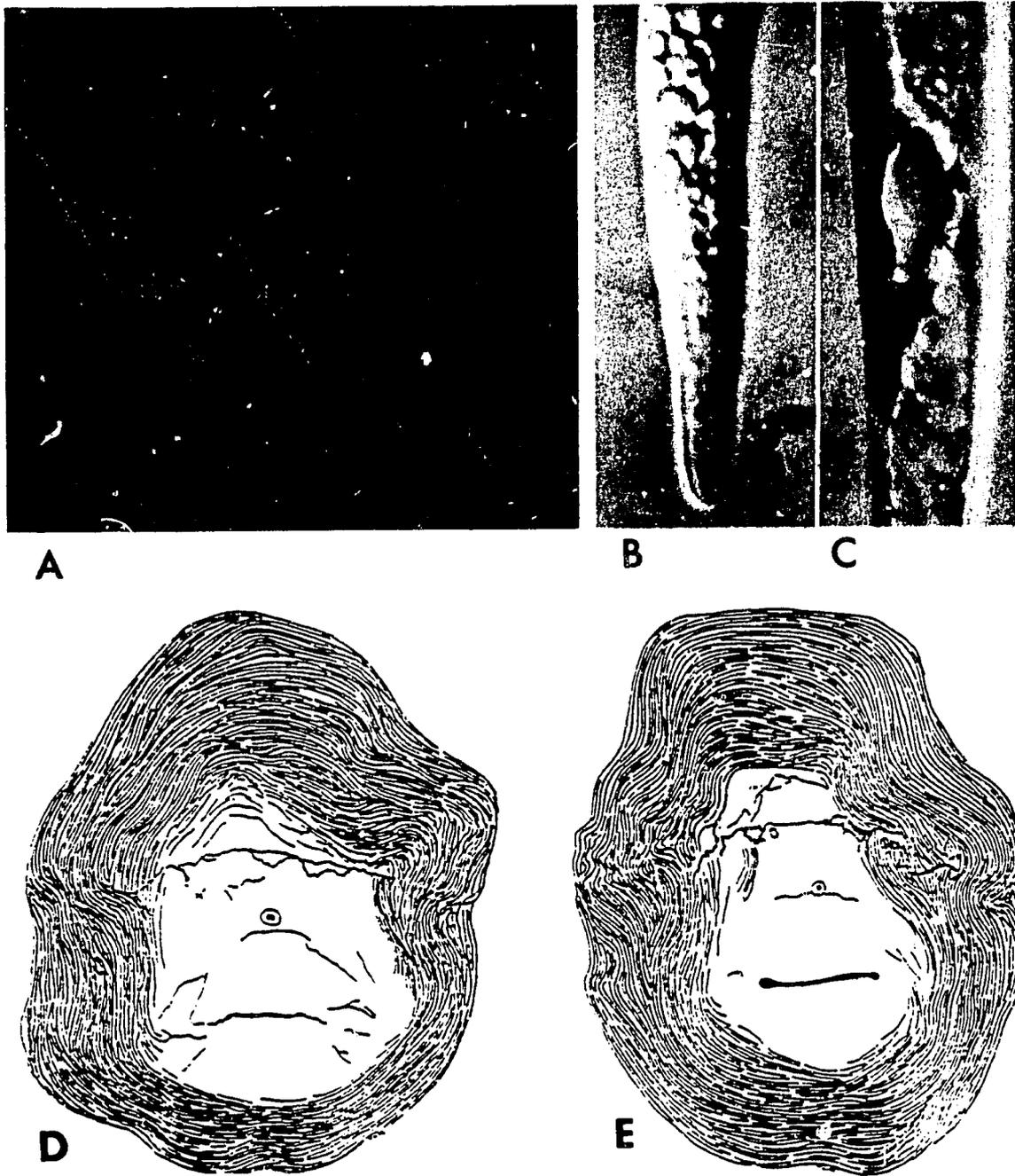


Figura 8.9. *Meloidogyne microtyla*. A, D, E: Patrones perineales. B: La cola larval roma, redondeada, es un carácter útil en la identificación. C: Recto dilatado de la larva. A, B y C de Mulvey y otros, 1975. D y E dibujos originales hechos por Karen McKee, IMP.

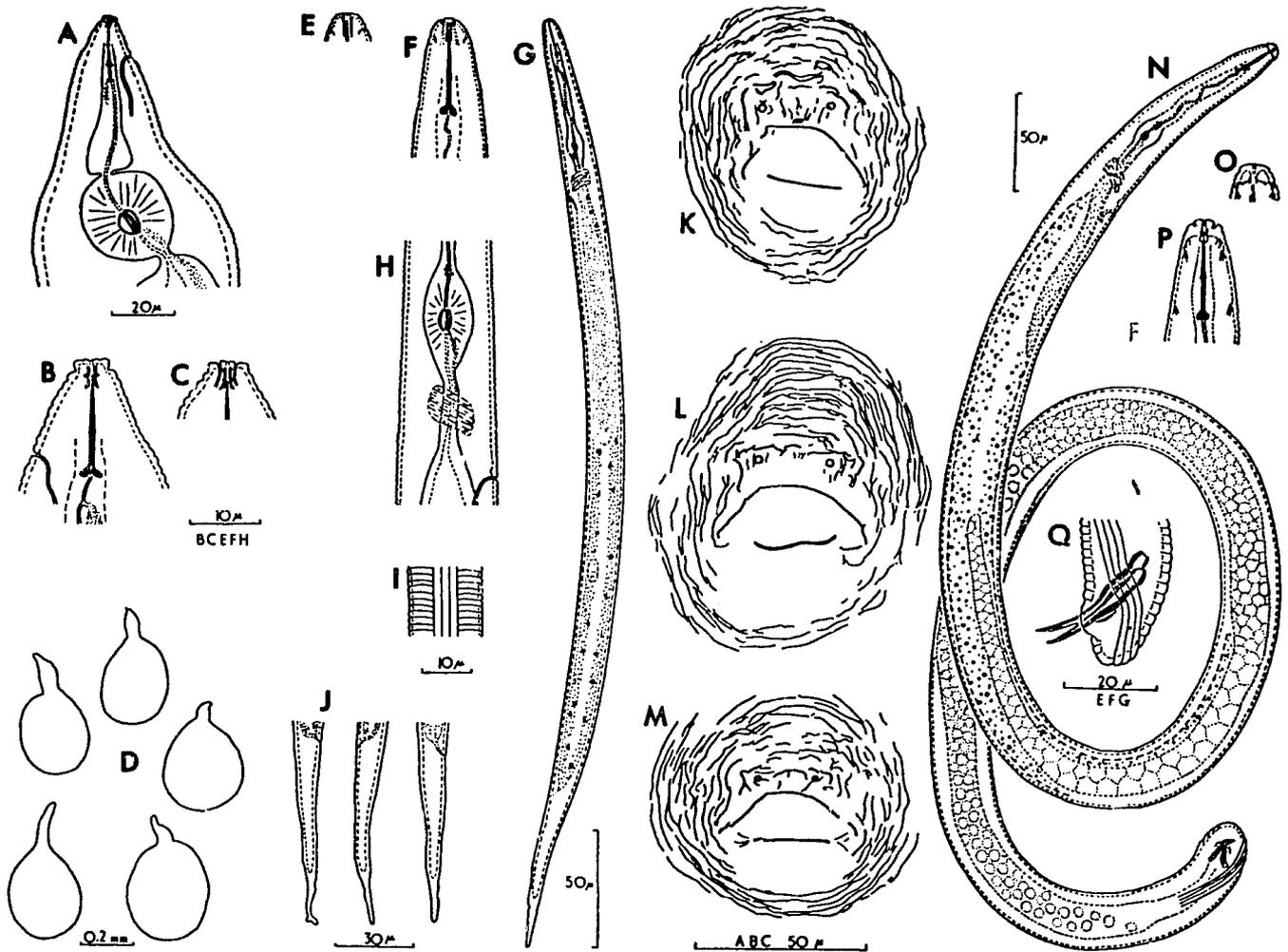


Figura 8.10. *Meloidogyne naasi*. A-D, Hembra. E-J: Larvas. K-M: Patrones perineales. N-Q: Macho. Los fasmidios grandes equivalen a los ojos en un patrón perineal semejante a una cara de mono. Franklin, 1965.

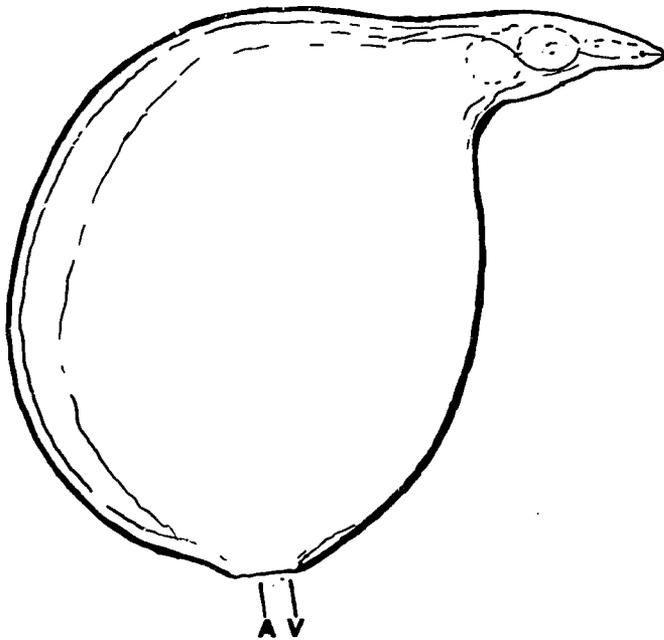


Figura 8.11. Hembra madura de *Meloidogyne naasi* en vista lateral. Boceto delineado de una fotografía para mostrar el cuerpo ovalado y el cuello ventralmente situado. Siddiqui y Taylor, 1970.

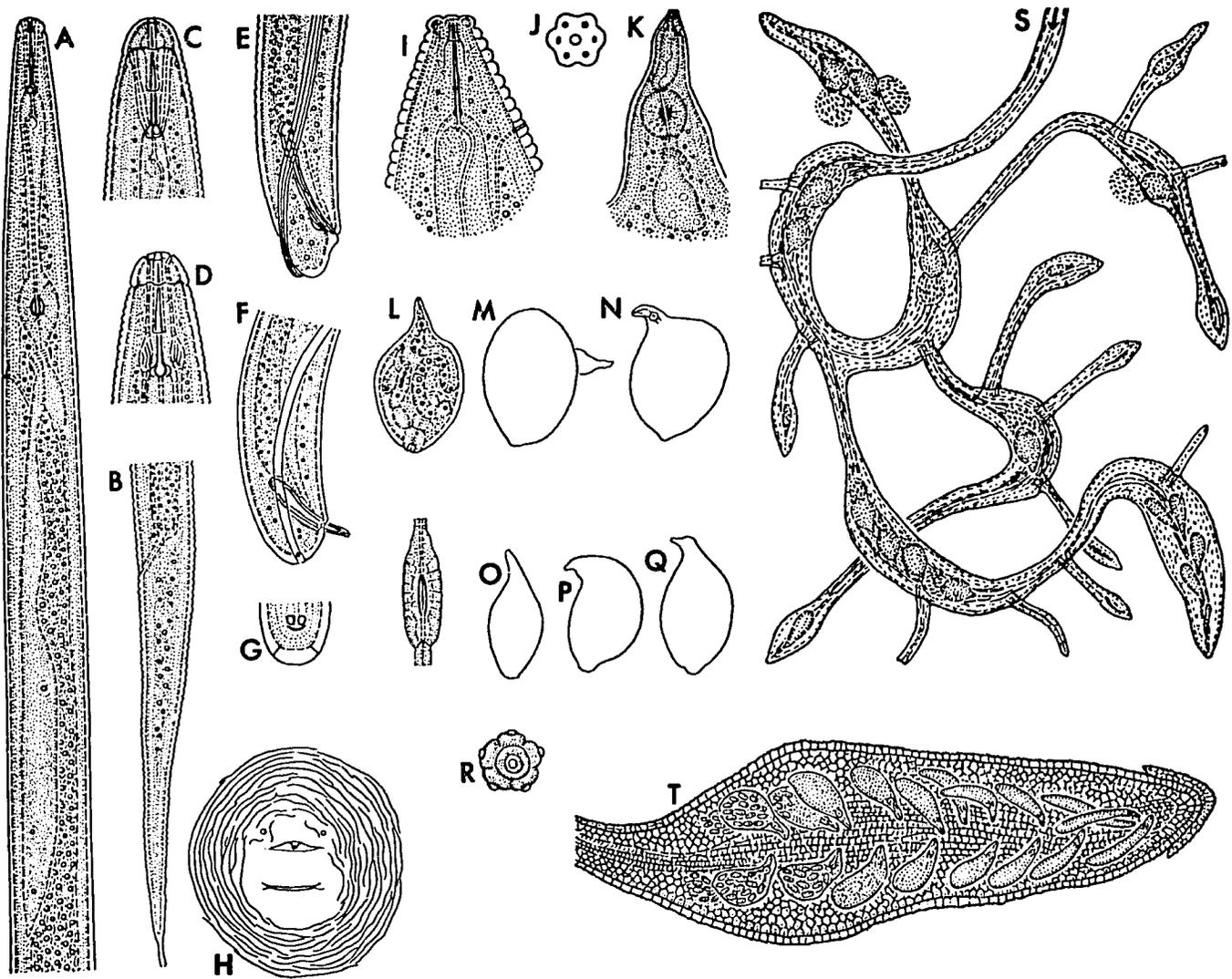


Figura 8.12. *Meloidogyne ottersoni*. A, B: Larva. C-G: Macho. H-Q: Hembra. R: El parásito *Duboscqia*. S, T: Raíces infectadas de pasto. Nótese que en las raíces de pasto los nematodos tienen sus cabezas orientadas hacia la punta de la raíz. Esta especie fue originalmente descrita como *Hypsoperine ottersoni* y las hembras, vistas lateralmente, tienen el cuello ventralmente situado y también tienen protuberancias posteriores. Los bulbos del estilete de la hembra son muy pequeños. La cola de la larva es 6 a 7 veces el diámetro del cuerpo en la región del ano. Thorne, 1969.

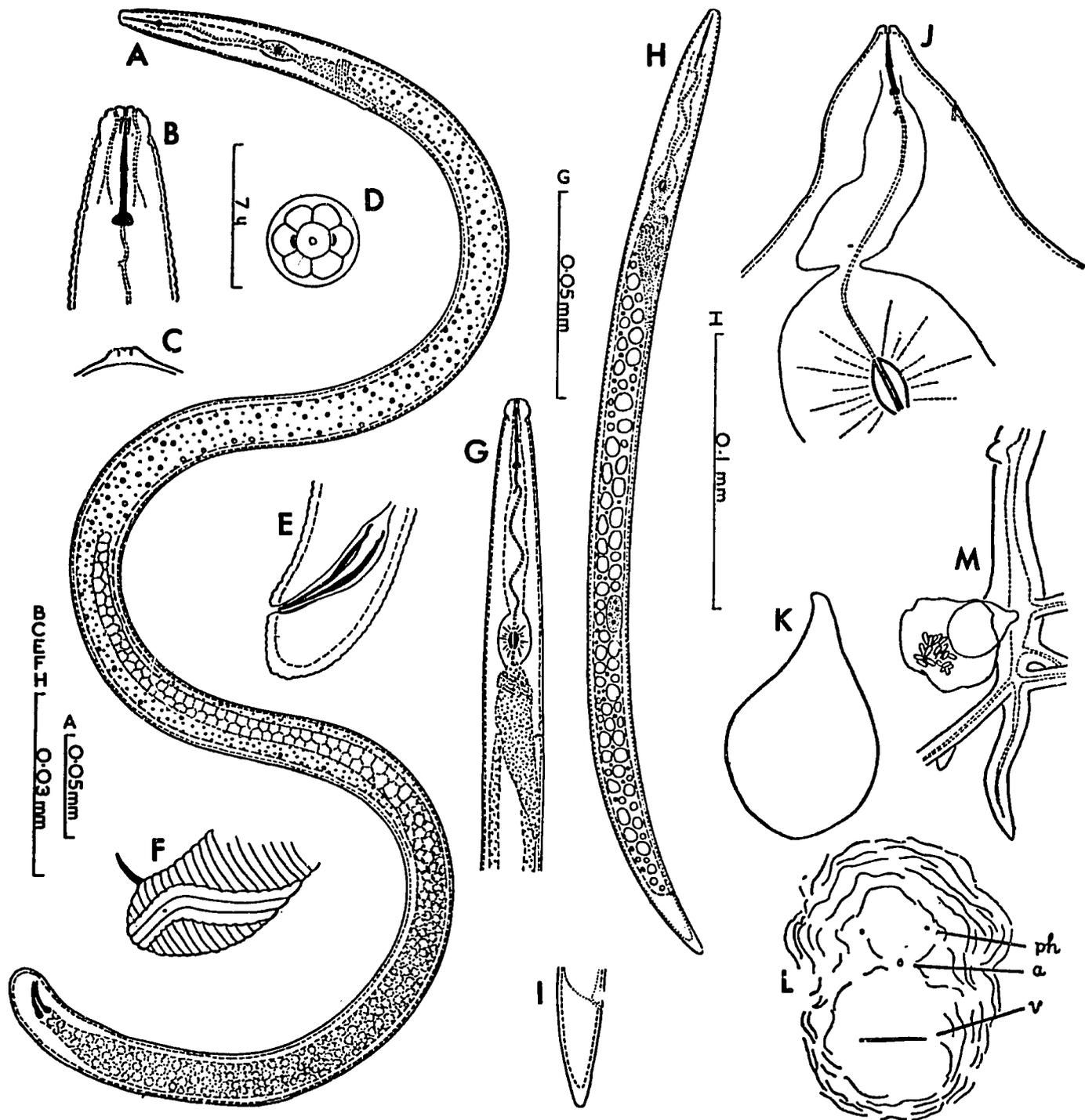


Figura 8.13. *Meloidogyne artiellia*. A-F: Macho. G-I: Larva. J-L: Hembra. M: Raíz infectada de repollo. La cola larval corta con punta redondeada es un carácter distintivo. Franklin, 1961.

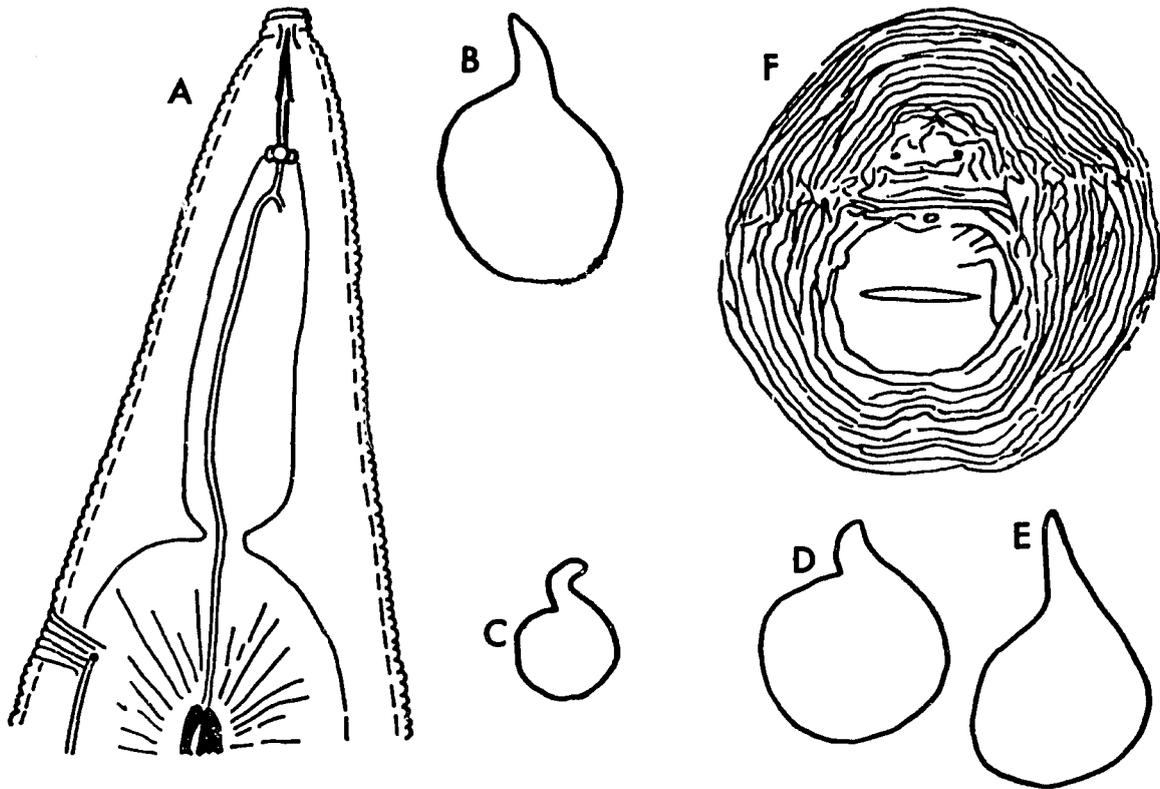


Figura 8.14. *Meloidogyne tadshikistanica*. A: Parte anterior de la hembra. B-E: Formas del cuerpo de la hembra. F: Patrón perineal. Esta especie es muy similar a *M. incognita* pero difiere en la posición del poro excretor de la hembra ( $4\frac{1}{2}$  longitudes del estilete partiendo del ápice de la cabeza comparado con una sola longitud del estilete para *M. incognita*). Kirjanova e Ivanova, 1965.

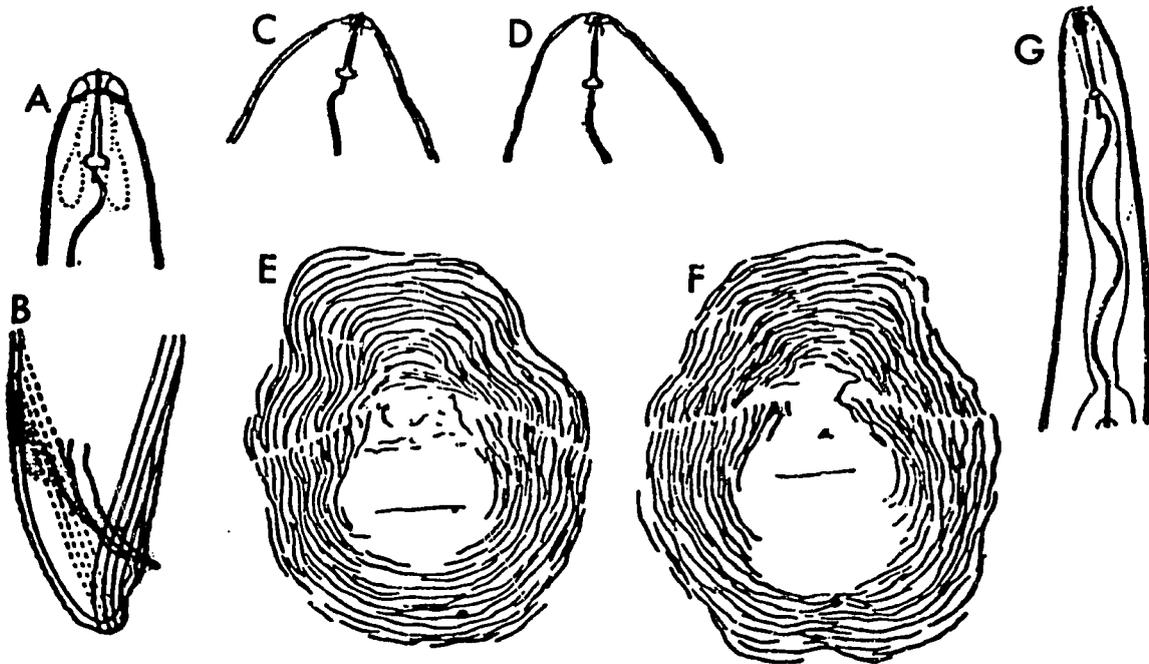


Figura 8.15. *Meloidogyne kirjanovae*. A-B: Macho. C-F: Hembra. G: Larva. Esta especie puede ser diferenciada de *M. tadshikistanica* por el patrón perineal. Terenteva, 1965.

**IDENTIFICACION DE LAS ESPECIES DE *MELOIDOGYNE*  
DE CLIMAS CALIDOS**

**I. INTRODUCCION**

Las 24 especies de *Meloidogyne* nombradas en el Cuadro 9.1 han sido descritas en climas cálidos. Las más distribuidas y comunes son: *M. incognita*, *M. javanica* y *M. arenaria*. Todas éstas tienen numerosos hospederos incluyendo cultivos de importancia económica en muchas áreas del mundo. Una parte considerable del trabajo del Proyecto Internacional de *Meloidogyne* será investigar estas tres especies.

*M. incognita*, *M. javanica* y *M. arenaria* pueden ser identificadas estudiando los caracteres morfológicos listados en el Cuadro 9.2 y las Figuras 9.1 a 9.9. Es también importante identificar las cuatro razas de *M. incognita* y las dos razas de *M. arenaria* usan-

do la prueba de hospederos diferenciales de Carolina del Norte, como se describe en el Apéndice 1.

**II. DESCRIPCIONES DE LAS ESPECIES**

**A. Especies con Muchas Plantas Hospederas**

**1. *M. incognita***

Como se discutió en el Capítulo 5, el nombre *M. incognita* como se usa actualmente designa a un grupo que contiene cuatro razas. Veinte años de experiencia con la prueba de hospederos diferenciales de Carolina del Norte y pruebas con numerosas poblaciones de *M. incognita* de muchas partes del mundo, han mostrado que la más común es la

**Cuadro 9.1. Especies de *Meloidogyne* de climas cálidos agrupadas por preferencia de hospedero con sus hospederos, localidades típicas y longitud larval media.**

Especies y preferencia de hospedero	Hospedero típico	Localidad típica	Long. larval (*) (mm)
<b>Numerosos hospederos:</b>			
<i>M. arenaria</i>	<i>Arachis hypogaea</i>	Florida, E.E.U.U.	0,470
<i>M. incognita</i>	<i>Daucus carota</i>	Texas, E.E.U.U.	0,376
<i>M. javanica</i>	<i>Saccharum officinarum</i>	Java	0,370
<b>Especies de <i>Coffea</i>:</b>			
<i>M. africana</i>	<i>Coffea arabica</i>	Kenia	0,425
<i>M. coffeicola</i>	<i>Coffea arabica</i>	Brasil	0,380
<i>M. decalineata</i>	<i>Coffea arabica</i>	Tanganika	0,522
<i>M. exigua</i>	<i>Coffea</i> sp.	Brasil	0,346
<i>M. megadora</i>	<i>Coffea canephora</i>	Angola	0,480
<i>M. oteifae</i>	<i>Pueraria javanica</i>	Congo	0,360
<b>Otras plantas leñosas:</b>			
<i>M. brevicauda</i>	<i>Camellia sinensis</i>	Sri Lanka	0,525
<i>M. indica</i>	<i>Citrus aurantifolia</i>	India	0,414
<b>Gramíneas:</b>			
<i>M. acronea</i>	<i>Sorghum vulgare</i>	República de Sud Africa	0,450
<i>M. graminicola</i>	<i>Echinochloa colonum</i>	Louisiana, E.E.U.U.	0,449
<i>M. graminis</i>	<i>Stenotaphrum secundatum</i>	Florida, E.E.U.U.	0,465
<i>M. kikuyensis</i>	<i>Pennisetum clandestinum</i>	Kenia	0,325
<i>M. spartinae</i>	<i>Spartina alterniflora</i>	Carolina del Sur, E.E.U.U.	0,762
<b>Soya:</b>			
<i>M. bauruensis</i>	<i>Glycine max</i>	Brasil	0,348
<i>M. inornata</i>	<i>Glycine max</i>	Brasil	0,397
<b>Otros hospederos:</b>			
<i>M. ethiopica</i>	<i>Lycopersicon esculentum</i>	Tanganika	0,407
<i>M. lordelloi</i>	<i>Cereus macrogonus</i>	Brasil	0,360
<i>M. lucknowica</i>	<i>Luffa cylindrica</i>	India	0,492
<i>M. megriensis</i>	<i>Mentha longifolia</i>	Armenia, SSR	0,412
<i>M. thamesi</i>	<i>Boehmeria utilis</i>	Florida, E.E.U.U.	0,443

\* Longitud media. En la mayoría, la máxima y mínima son cerca de 12% de la media más o menos la media.

Cuadro 9.2. Caracteres de identificación de las especies de *Meloidogyne* más comunes de climas cálidos.

Especie y longitud larval* (mm)	Características de identificación del patrón perineal y otros caracteres útiles en identificación
<i>M. incognita</i> 0,376 (0,360-0,393)	Patrón perineal mostrado en las Figuras 9.1, B, F, G, M, R, S y 9.2. Poro excretor de la hembra opuesto a las protuberancias del estilete (Figura 9.1, D).
<i>M. javanica</i> 0,370 (0,340-0,400)	Patrón perineal con distintivas líneas laterales sin estrías o con pocas que crucen las líneas laterales desde el sector dorsal al sector central (Figuras 9.3, C, D, G, N, O, Z, AA, BB, CC, 9.4 y 9.5). Poro excretor de la hembra posterior al ápice de la cabeza a una distancia igual a 2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> longitudes del estilete (Figura 9.3, A).
<i>M. arenaria</i> 0,470 (0,450-0,490)	Patrón perineal con arco redondeado o ligeramente aplanado, indentado cerca de las líneas laterales, con estrías cortas y algunas estrías bifurcadas a lo largo de las líneas laterales (Figuras 9.6, F y 9.7). La larva más larga de cualquier especie en este grupo. Poro excretor de la hembra posterior al ápice de la cabeza a una distancia equivalente a 2 longitudes del estilete (Figura 9.6, D).

\* El primer número es la longitud media que es cercana pero no idéntica al promedio. Los números en paréntesis son el intervalo registrado de la longitud larval y son generalmente cerca del 12% más o menos de la mediana.

Raza 1. Esta raza no se reproduce en el cultivar NC 95 de tabaco resistente al nódulo de la raíz, en algodón Deltapine 16 o en maní Florrynner. Causa agallas y se reproduce en el cultivar de pimiento California Wonder (*Capsicum frutescens*), en el cultivar de sandía Charleston Grey y en el cultivar de tomate Rutgers. Las otras tres razas ocurren en varias partes del mundo, pero son mucho menos comunes que la Raza 1. La Raza 2 se reproduce en el cv. NC 95 de tabaco; la Raza 3 se reproduce en el cv. Deltapine 16 de algodón, y la Raza 4 se reproduce en ambos cultivares de algodón y tabaco.

Todos los patrones perineales son del tipo mostrado en las Figuras 9.1, B, F, G, M, R, S y 9.2, y otros caracteres morfológicos que hasta ahora se conocen son dados en las otras ilustraciones de la Figura 9.1. Está planificado que el trabajo del Proyecto Internacional de *Meloidogyne* incluirá un estudio completo de la morfología de todos los estadios de las cuatro razas. Mientras tanto, se quiere que los cooperadores informen al Investigador Principal del Proyecto Internacional de *Meloidogyne* en Carolina del Norte cualquier diferencia morfológica en las poblaciones identificadas por la prueba diferencial de hospederos.

La mediana de la longitud de las larvas *M. incognita* es 0,376 mm (0,360-0,393 mm). El poro excretor de la hembra está opuesto a los bulbos del estilete (Figura 9.1, D).

## 2. *M. javanica*

*M. javanica* está ampliamente distribuida en la zona tórrida y en las regiones cálidas de las zonas templadas. En la prueba diferencial de hospederos, las poblaciones de todo el mundo han infectado tabaco, sandía y tomate pero no algodón, pimiento y maní. Las poblaciones de *M. javanica* que infectan

al fresal han sido registradas solamente tres veces (Taylor y Netscher, 1975). *M. javanica* tiene un característico patrón perineal con incisiones definidas en las líneas laterales que separan las estrías en sectores dorsal y ventral (Figuras 9.4 y 9.5). Estas líneas pueden ser observadas en el cuerpo de la hembra desde la región perineal hasta el cuello. Pocas estrías o ninguna estria cruzan las líneas laterales del patrón perineal. La media de la longitud larval de *M. javanica* es 0,370 mm (0,340-0,400 mm). *M. javanica* y *M. incognita* pueden ser separadas por sus patrones perineales, pero no por la longitud larval. El poro excretor de las hembras de *M. incognita* está a una longitud del estilete del ápice de la cabeza comparado con 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> longitudes para las hembras de *M. javanica*. Otros caracteres de *M. javanica* se muestran en la Figura 9.3.

## 3. *M. arenaria*

La mayoría de poblaciones de *M. arenaria* que han sido probadas por los hospederos diferenciales en Carolina del Norte se reproducen en tabaco, pimiento, sandía, maní y tomate (Raza 1). Algunas poblaciones (Raza 2) no se reproducen en maní y se reproducen pobremente o nada en pimiento. La longitud larval media de *M. arenaria* es 0,470 mm (0,450-0,490 mm). Esta mediana es casi 0,1 mm mayor que la longitud larval media de *M. incognita* y *M. javanica* y no hay superposición de rangos. Los patrones perineales de *M. arenaria* pueden ser difíciles de identificar ya que varían desde patrones perineales que semejan a los de *M. hapla* hasta patrones semejantes a los de *M. incognita*. Algunos patrones tienen "alas" (Figura 9.6, F). Otros caracteres de *M. arenaria* y *M. hapla* son similares y su distribución se superpone en Estados Unidos en límite sur de *M. hapla* y en el límite norte de *M.*

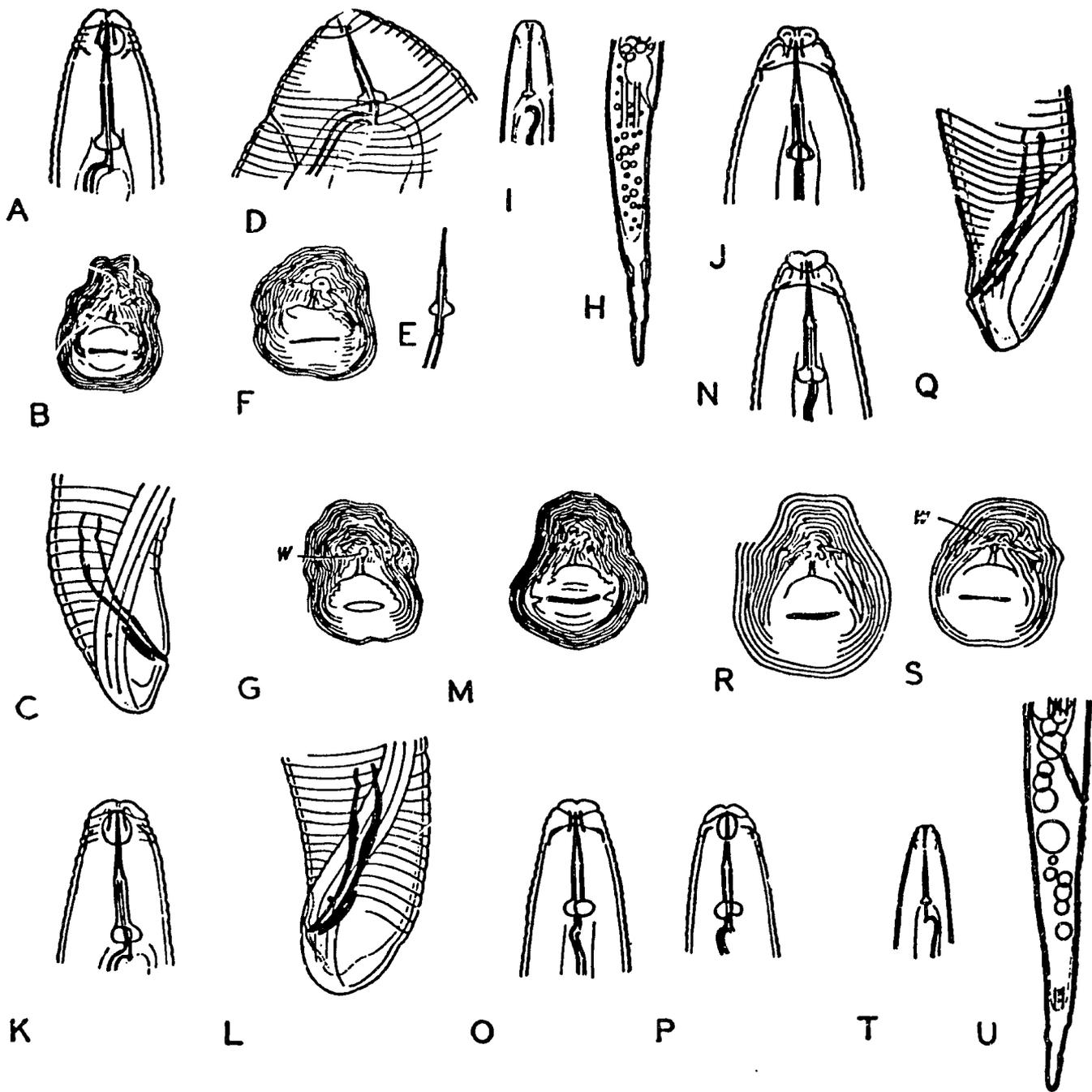


Figura 9.1. *Meloidogyne incognita*. A, J, K, N, O, P: Cabezas de machos, C, L, Q: Parte posterior del macho. D, E: Hembra, parte anterior y estilete. B, F, G, M, R, S: Patrones perineales. H, I, T, U: Larvas. El poro excretor de la hembra es casi opuesto a las protuberancias del estilete. Chitwood, 1949.

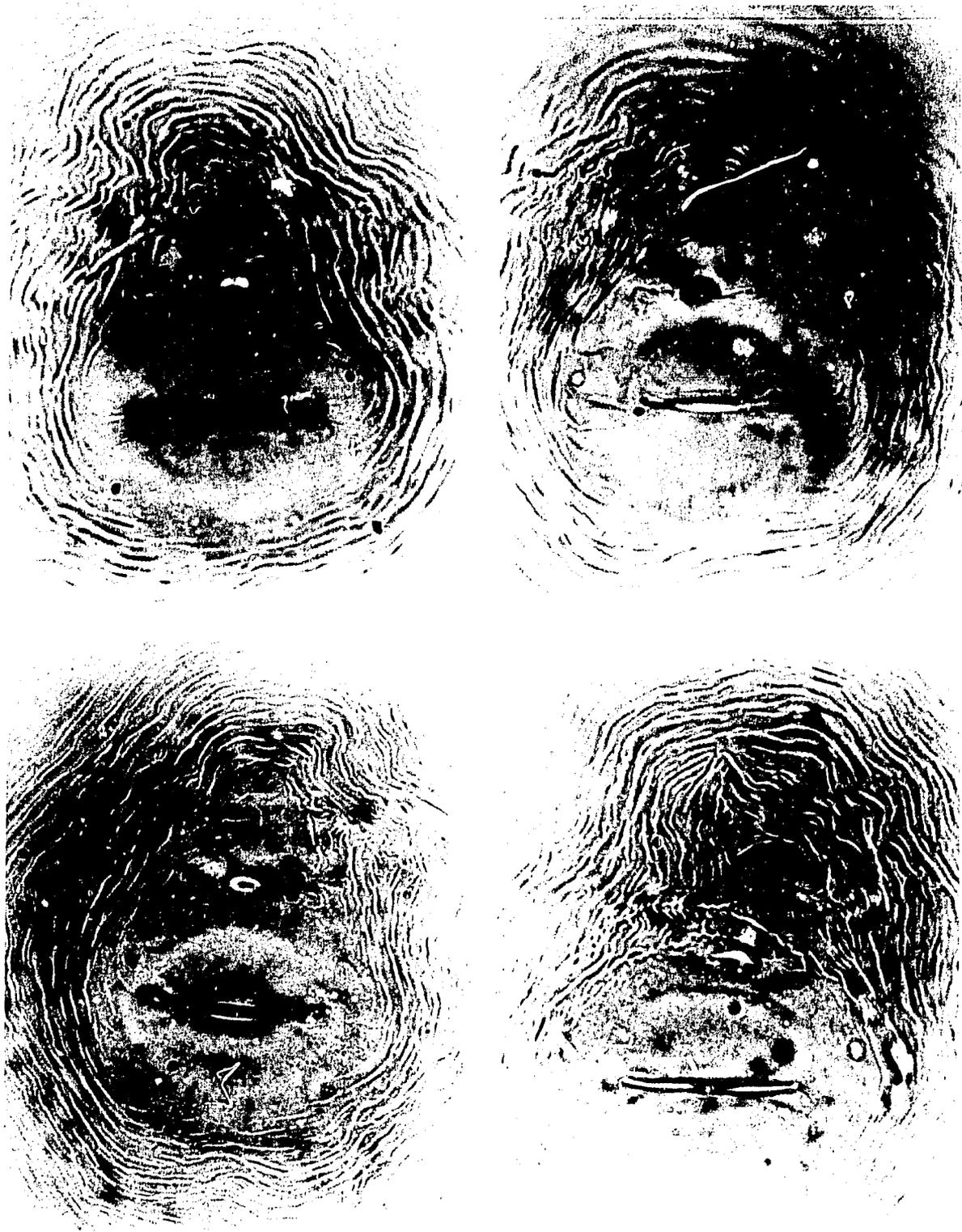


Figura 9.2. *Meloidoryne incognita*. Fotografías de patrones perineales. La forma es elongada con un arco dorsal más o menos achatado. Las estrías son lisas a onduladas con algunas bifurcaciones en las líneas laterales.

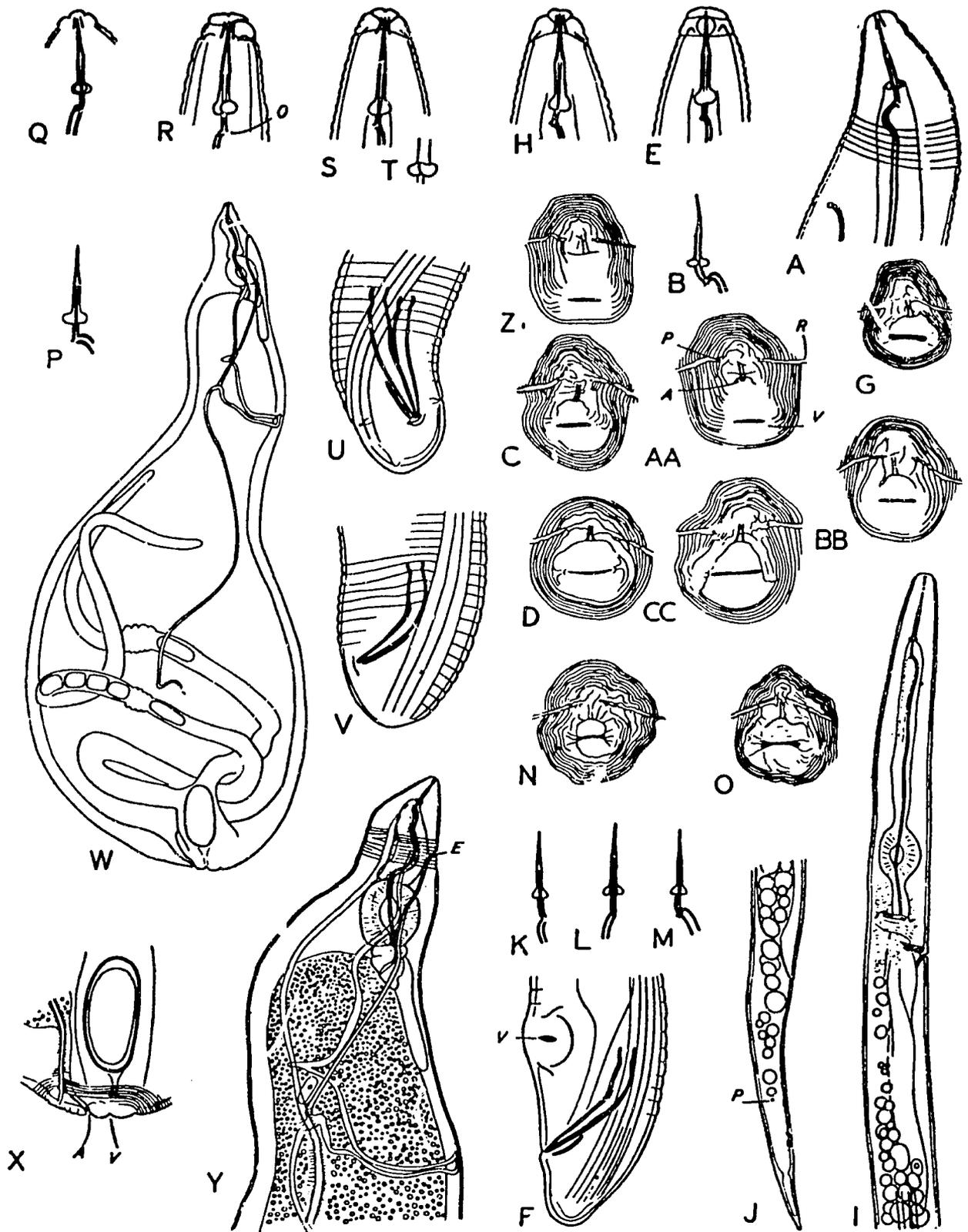


Figura 9.3. *Meloidogyne javanica*. A: Parte anterior de la hembra. B. K. L. M.: Estiletes de hembras. C, D, G, N, O, Z, AA, BB, CC: Patrones perineales. E, H, R, S: Cabezas de machos. F: Parte posterior de un macho (intersexual) con una vulva rudimentaria. I, J: Larva. P, Q.: Estiletes de hembras. U, V: Parte posterior del macho. W, Y: diagrama del cuerpo y parte anterior de la hembra. X: Parte posterior de la hembra. El poro excretor de la hembra está ubicado detrás del ápice de la cabeza a una distancia equivalente a  $2\frac{1}{2}$  longitudes del estilete. Chitwood, 1949.

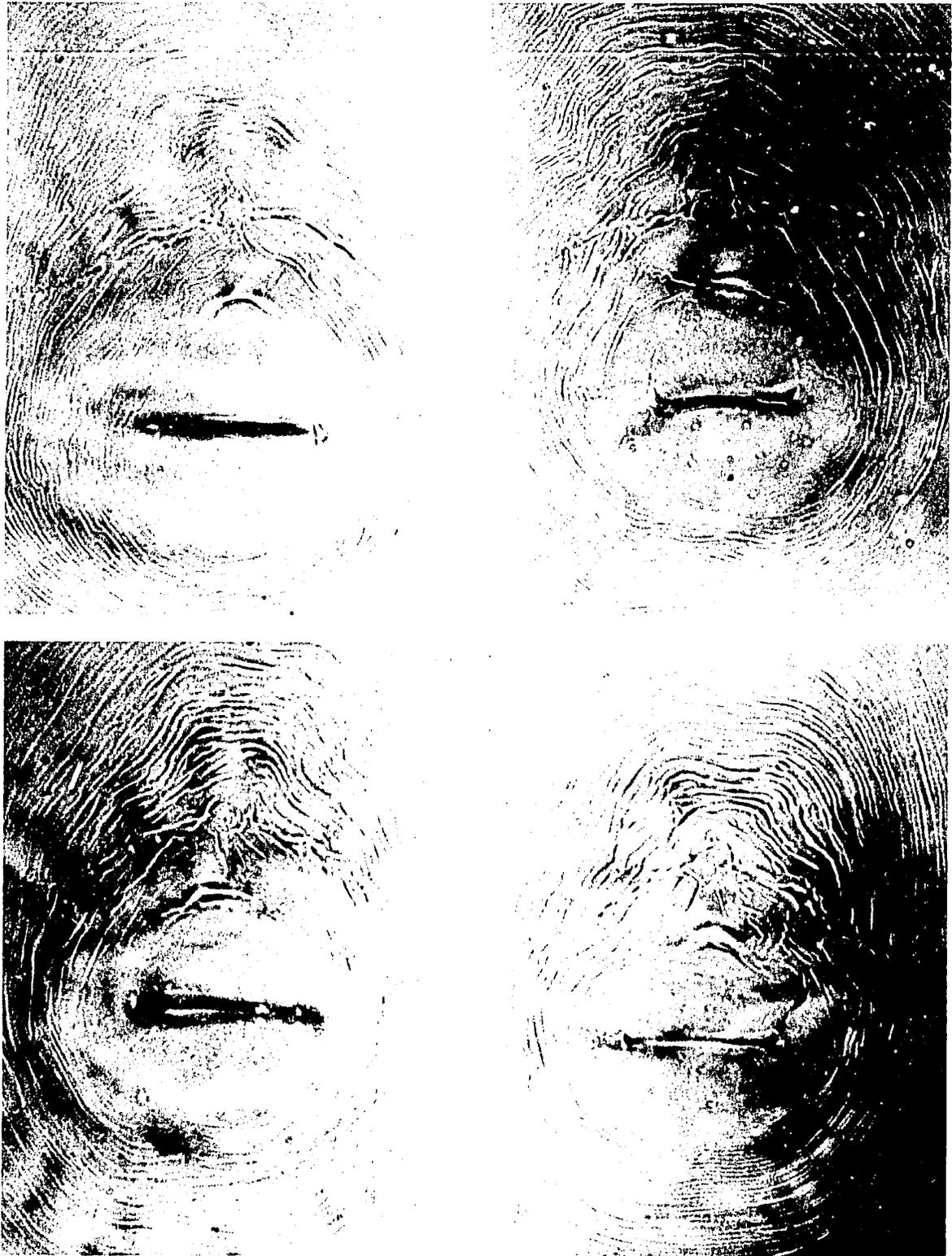


Figura 9.4. *Meloidogyne juvenica*. Fotografías de patrones perineales. Arco dorsal que varía de redondeado a aplanado. Cisuras laterales distintas. Muy pocas estrías se extienden sin romperse del sector dorsal al sector ventral.

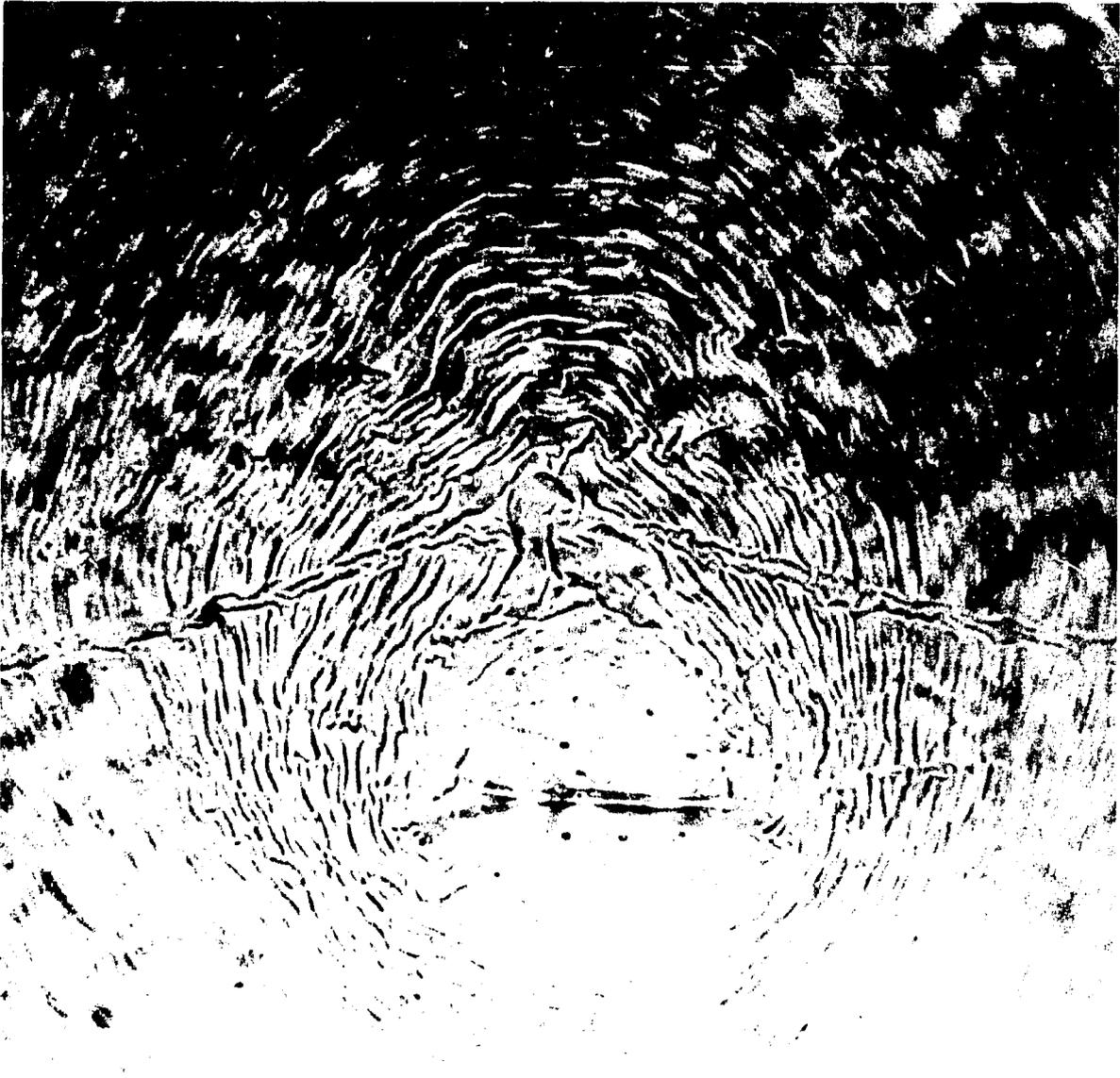


Figura 9.5. Fotografía del patrón perineal de *M. javanica*. Las líneas laterales tienen bordes definidos y llegan hasta el extremo de la cola. Nótese que las líneas laterales están en foco, en esta fotografía, tomada con un objetivo de inmersión en aceite. Compárense con los dobleces a lo largo de las líneas laterales que están fuera de foco en la Figura A-1.1, C, D.

*arenaria*. La planta que los diferencia en la prueba de hospederos es la sandía que es siempre infectada por *M. arenaria* y nunca por *M. hapla*. Otros caracteres de *M. arenaria* se muestran en la Figura 9.6.

Como se muestra en la Figura 9.9, *M. arenaria* invade las cáscaras y tallos de maní, causando nódulos y otras anomalías. Otros organismos causan pudrición del tejido invadido. Los sistemas radiculares agallados por *M. arenaria* pueden tener pequeñas raíces laterales, pero éstas raramente se desarrollan de la agalla (Figura 9.8) como sí ocurre con las raíces laterales que se desarrollan de las agallas causadas por *M. hapla* (Figura 8.3).

## B. Especies que Atacan Café

### 1. Especies Suramericanas

*M. exigua*, especie típica del género *Meloidogyne*, fue descrita inicialmente como causa del agallamiento de las raíces de árboles de café en Brasil (Göeldi, 1887). Fue redescrita por Lordello y Zamith (1958). *M. exigua* es un nematodo del nódulo de la raíz muy común en café en países de América del Sur y América del Centro.

Otras especies que tienen a *Coffea* como hospedero tipo son:

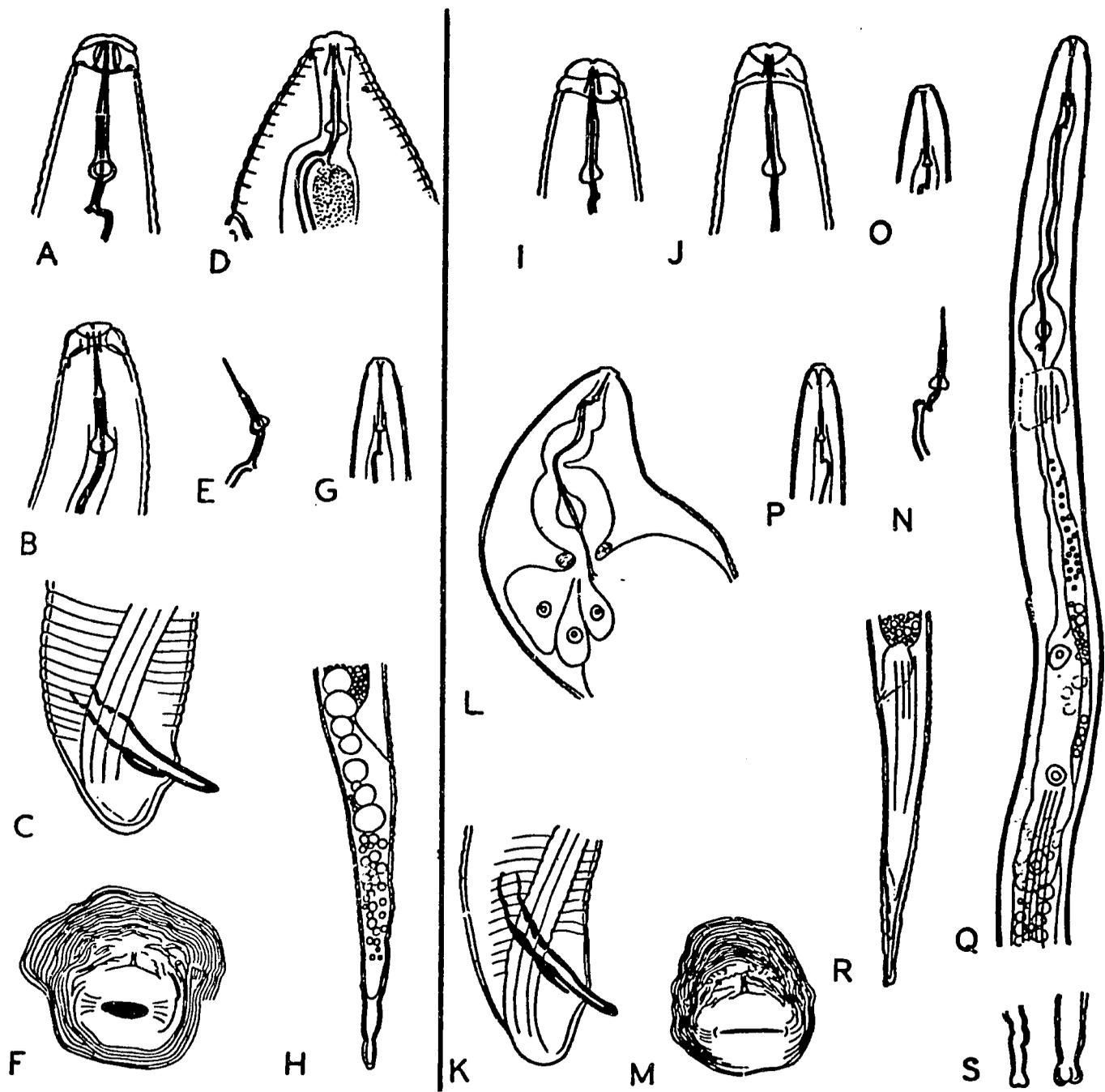


Figura 9.6. *Meloidogyne arenaria*. A-C: Macho. D, E: Hembra; parte anterior y estilete. G-H: Larva. *Meloidogyne thamesi*. I, J: Parte anterior del macho, K: Parte posterior del macho. L-N: Parte anterior, patrón perineal y estilete de la hembra. O-S: Larvas. Chitwood, 1949.

*M. coffeicola*: *Coffea arabica*, Brasil. Se informó que los árboles de café infectados por *M. coffeicola* comúnmente mueren y que han muerto más de 15 000 árboles en una sola plantación (Lordello y Zamith, 1960).  
*M. decalineata*: *C. arabica*, Tanganika (Tanzania).  
*M. megadora*: *Coffea canephora*, *C. arabica*, *C. congensis* y *C. eugenoides*, Angola.  
*M. africana*: *C. arabica*, Kenia.

*M. oteifae*: *Pueraria juvanica* (kudzú); también se encuentra en *C. canephora* (*C. robusta*) en Yangambi, Congo.

Las especies sudamericanas *M. exigua* y *M. coffeicola* pueden ser fácilmente separadas por el patrón perineal y por la forma globular del cuerpo de la hembra con un cuello corto (Figura 9.10, G) para la primera y un cuerpo elongado con cuello largo (Figura 9.13, F) para la segunda. La cola de la lar-

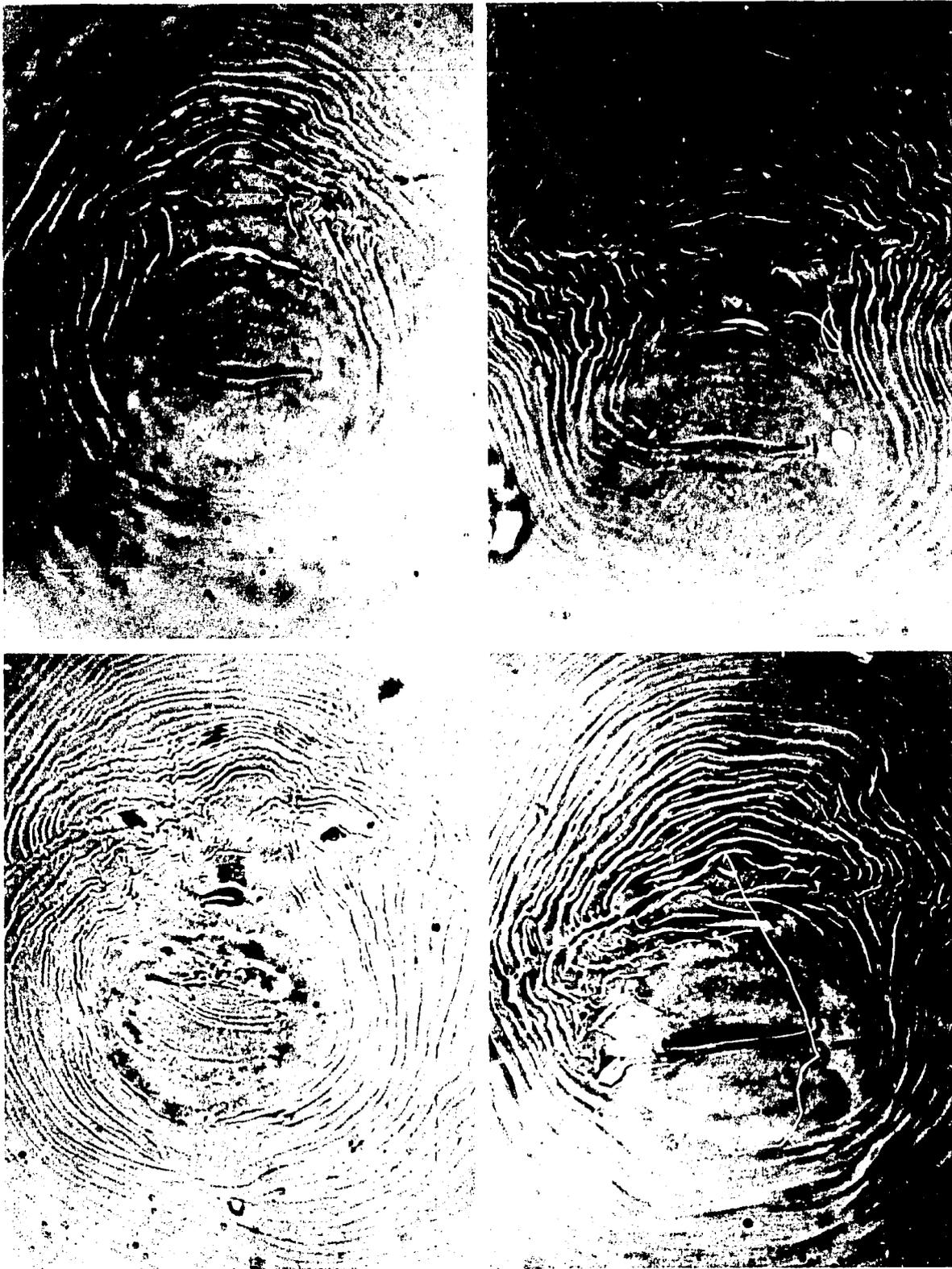


Figura 9.7. *Meloidogyne arenaria*. Fotografías de patrones perineales. Arco que varía de redondeado a aplanado. Las estrías son lisas u onduladas, ligeramente indentadas en las líneas laterales. Presenta además estrías cortas, irregulares y bifurcadas cercanas a las líneas laterales.

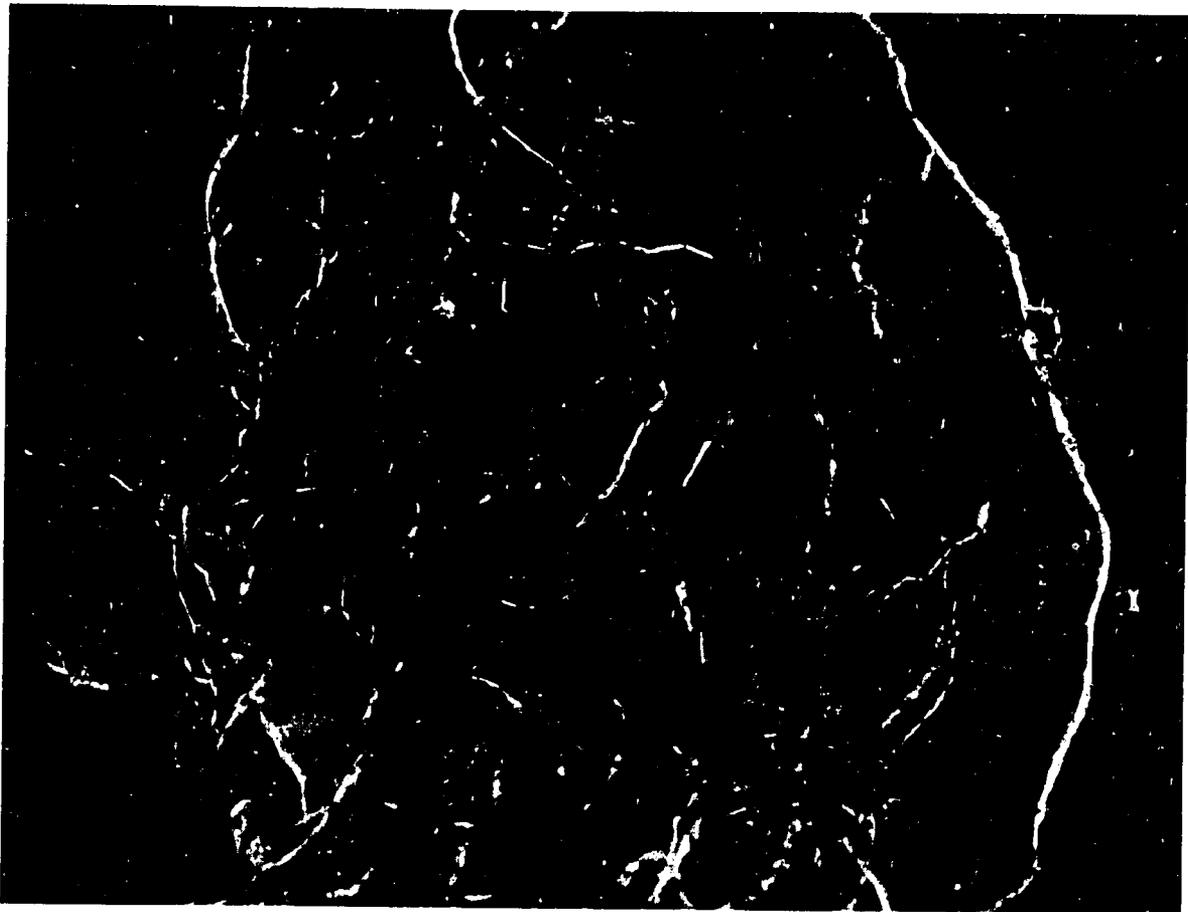
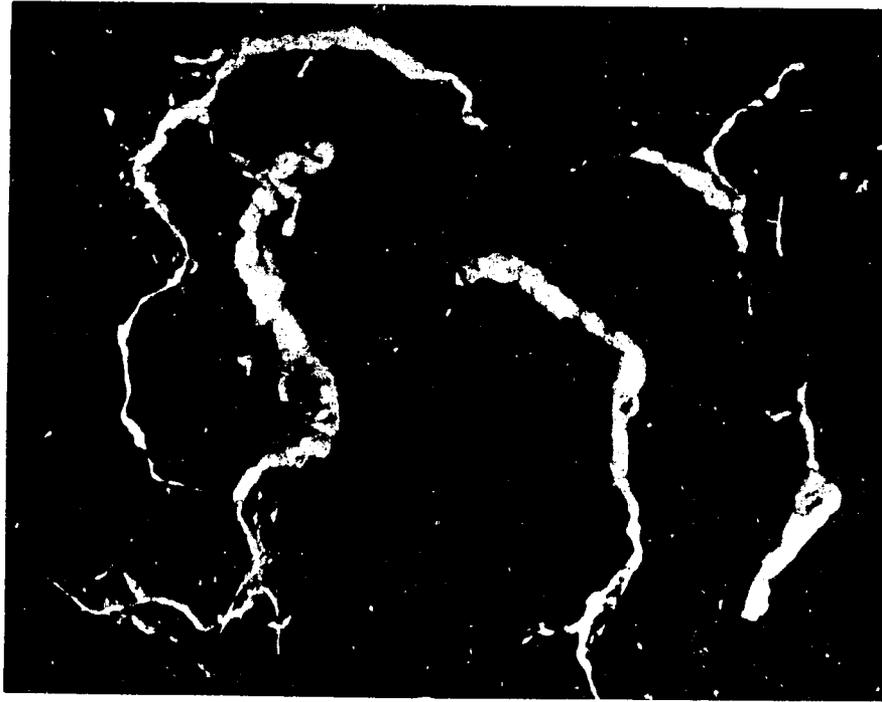


Figura 9.8. Raíces con agallas causadas por *Meloidogyne arenaria*. Las raíces laterales cortas no crecen de las agallas.

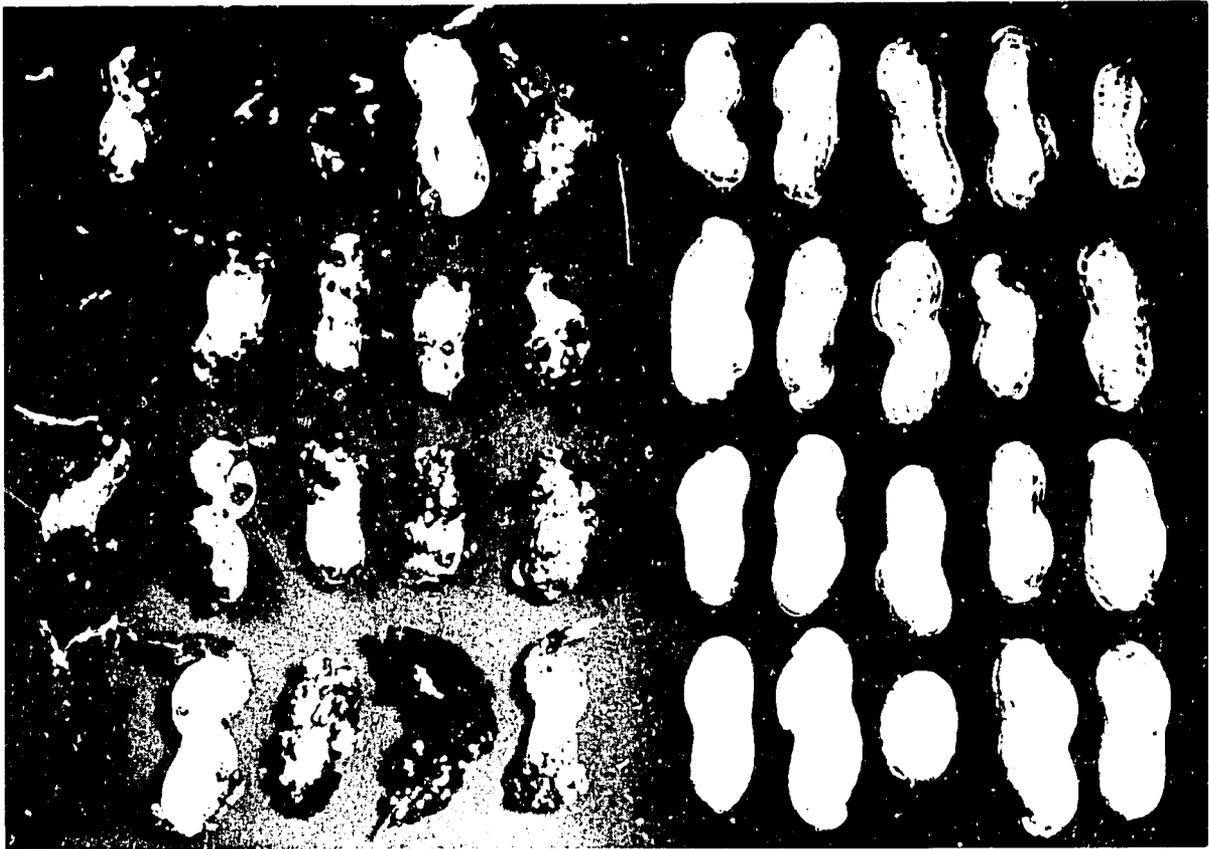


Figura 9.9. Agallas causadas por *Meloidog, ne arenaria* en cáscaras de maní (izquierda) comparadas con cáscaras ligeramente dañadas (derecha). Abajo: Tallos y cáscaras de maní fuertemente infectados.

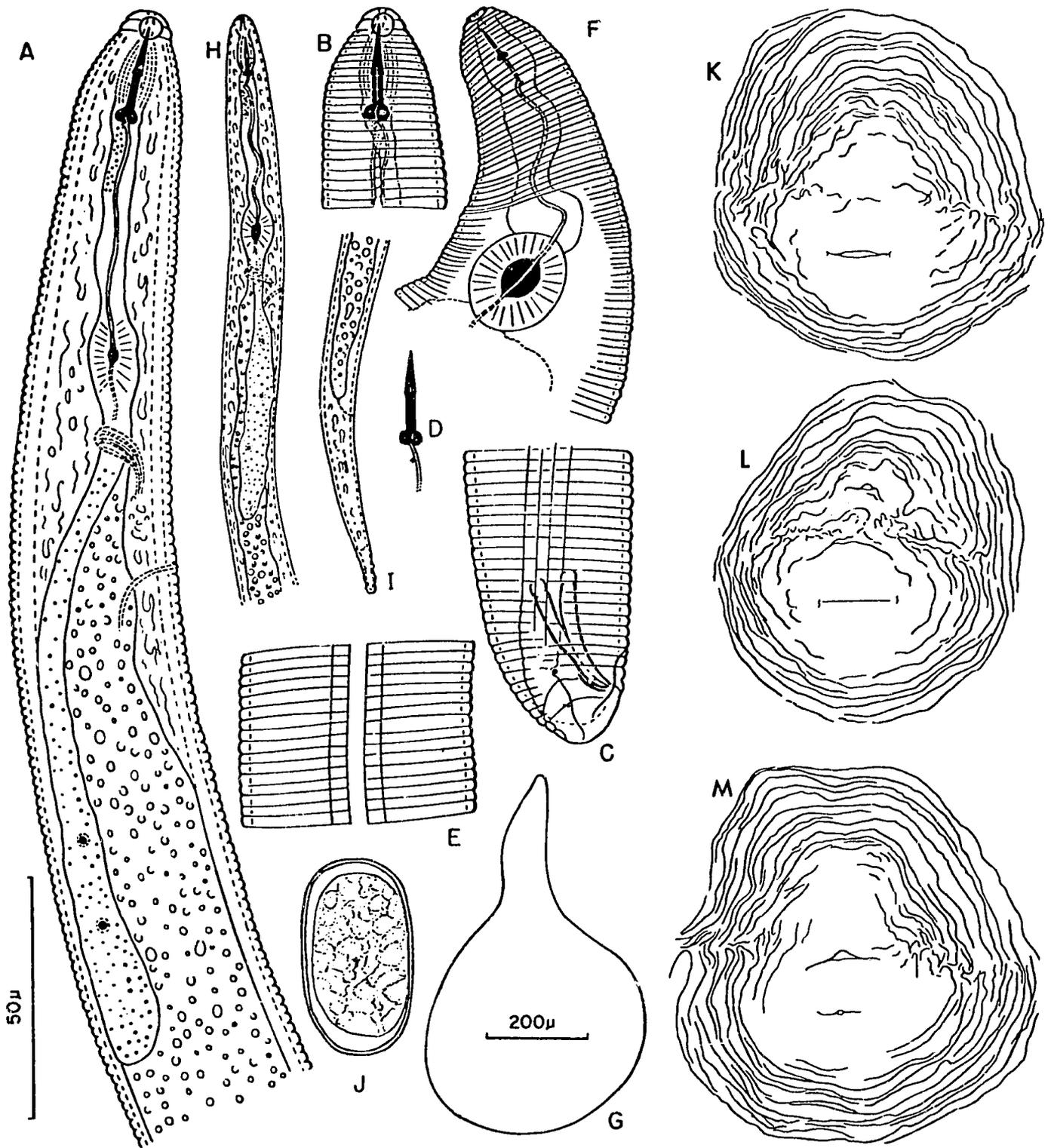


Figura 9.10. *Meloidogyne exigua*. A-E: Parte anterior del macho, cabeza, parte posterior, estilete y campo lateral, respectivamente. F, G: Parte anterior de la hembra y forma del cuerpo. H, I: Parte anterior y posterior de la larva. J: Huevo. K-M: Patrones perineales. Lordello y Zamith, 1958.

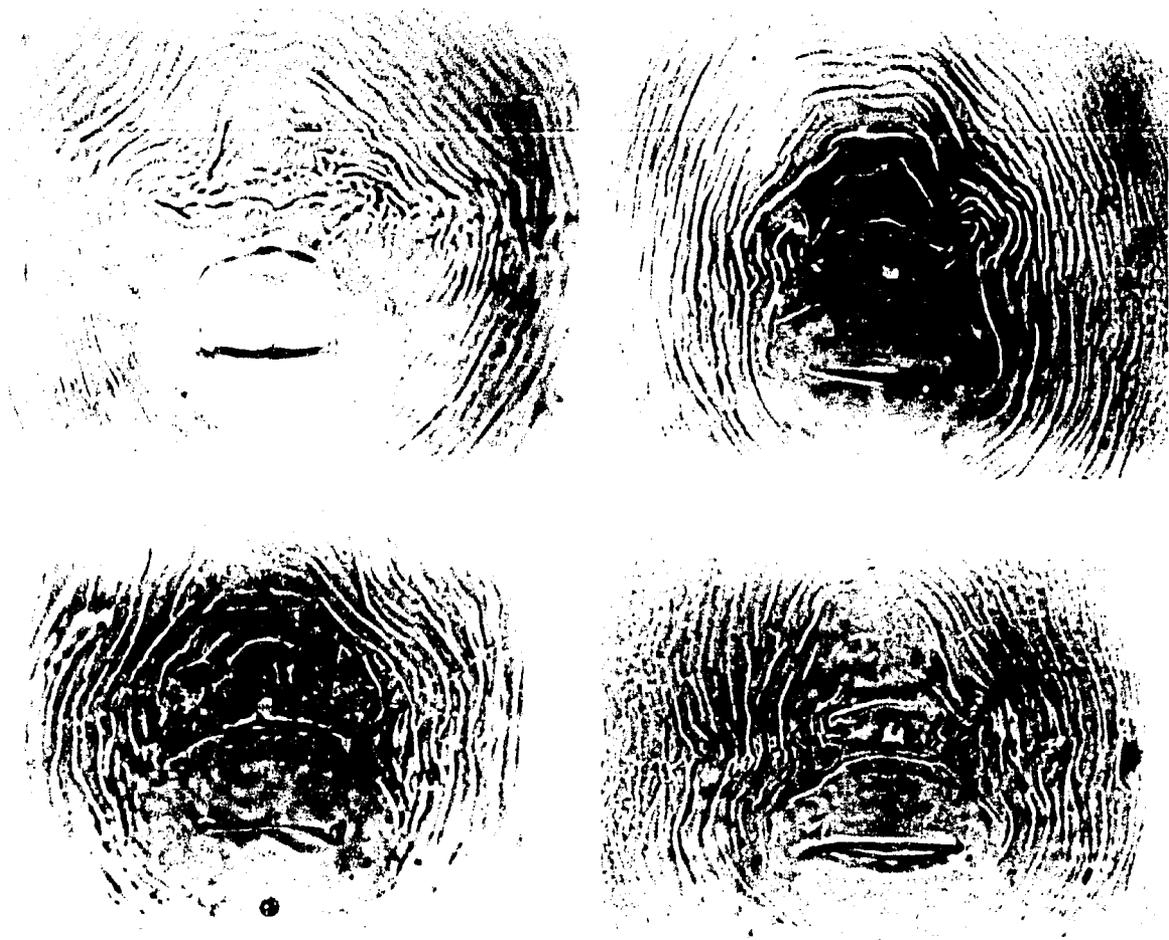


Figura 9.11. *Meloidogyne exigua*. Fotografías de patrones perineales. El arco más o menos es aplanado e indentado lateralmente. Las estrías son ampliamente espaciadas. Las estrías quebradas y dobladas terminan en líneas laterales inconspicuas.

va de *M. exigua* es casi de una longitud de 5 anchos del cuerpo en la región del ano, comparada con sólo 3 anchos para *M. coffeicola* (Figuras 9.10, I y 9.13, I).

Las raíces de una especie de *Coffea* desarrollada por de Souza en un invernadero en la Universidad del Estado de Carolina del Norte e infectadas por *M. exigua*, tuvieron numerosas agallas radiculares terminales (Figuras 9.12). Lordello (1972, p. 273) ilustra agallas similares. El ilustra una raíz de un árbol de cafeto atacado por *M. coffeicola* (Ibid, p. 277). La raíz está "engrosada y fuertemente cuarteada" con la corteza rugosa debido al agrietamiento y desprendimiento de los tejidos corticales.

## 2. Especies Africanas

Dos de las especies africanas *M. decalineata* y *M. megadora* tienen patrones perineales distintivos (Figuras 9.14, B y 9.15, C). Las longitudes larvales me-

dias son 0,522 mm (0,471-0,573 mm) y 0,480 mm (0,413-0,548 mm) respectivamente. Los patrones perineales de *M. africana* (Figura 9.16, B) y *M. oteifae* (Figura 9.17 H, I) son muy similares entre sí, pero difieren de los de *M. decalineata* y *M. megadora*. Las larvas de *M. oteifae* tienen colas con puntas estrechas y redondeadas (Figura 9.17, K); las colas de las larvas de *M. africana* tienen puntas anchas y redondeadas (Figura 9.16, A).

Whitehead (1969) informó que en Africa *C. arabica* es ocasionalmente atacada por *M. javanica* y *M. incognita* y que *C. robusta* es ocasionalmente atacada por *M. incognita*, *M. arenaria* y *M. hapla*. Lordello (1972) lista a *M. incognita* y *M. inornata* como parásitos de *C. arabica* en Guatemala. Flores y Yepes (1969) expresan que "aun cuando *M. incognita* fue también observada atacando café en la región occidental (de Venezuela), *M. exigua* es responsable de la mayoría de infestaciones en el país".

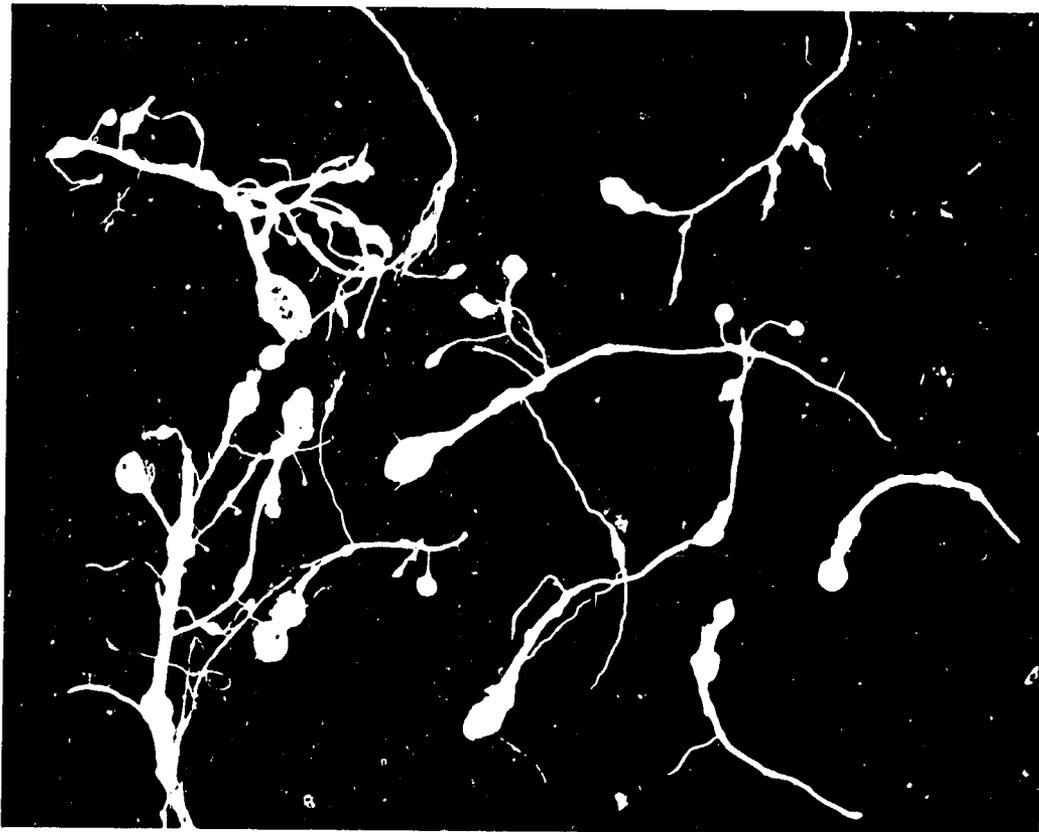
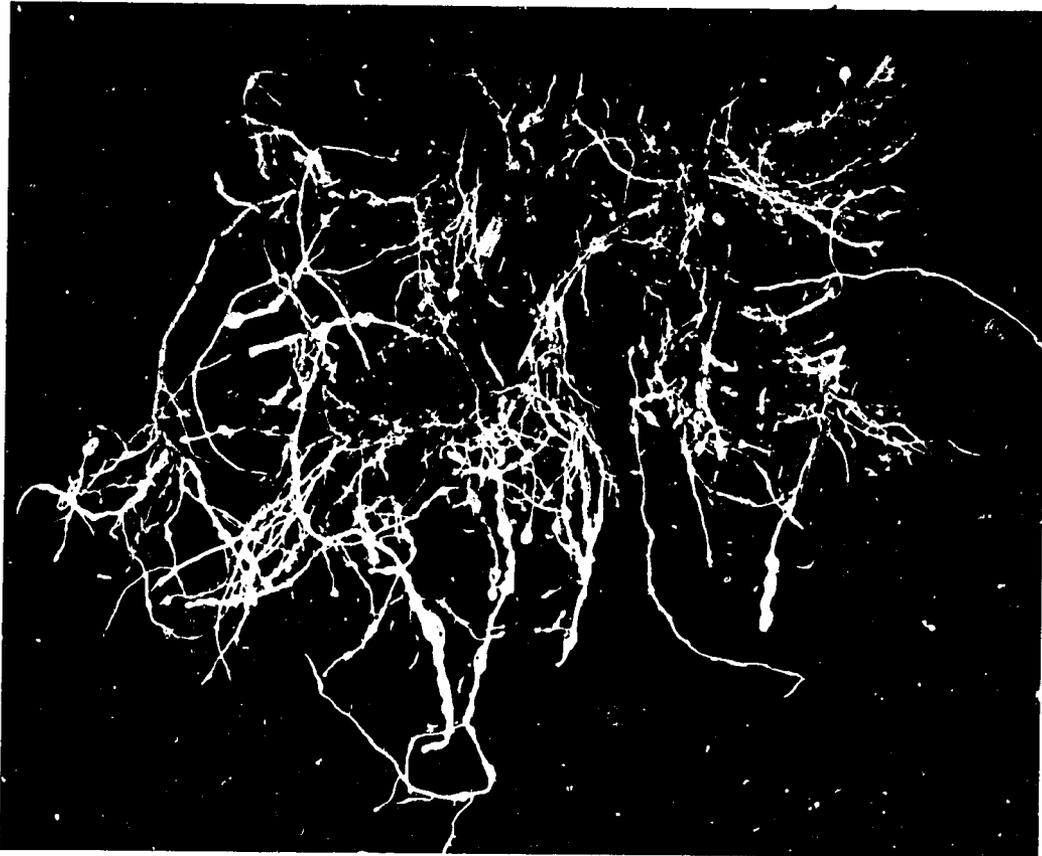


Figura 9.12. Agallas causadas por *Meloidogyne exigua* en *Coffea* sp. Muchas agallas son terminales. Las agallas más grandes tienen alrededor de 4 mm de diámetro. Los especímenes son cortesía del Dr. Paulo de Souza.

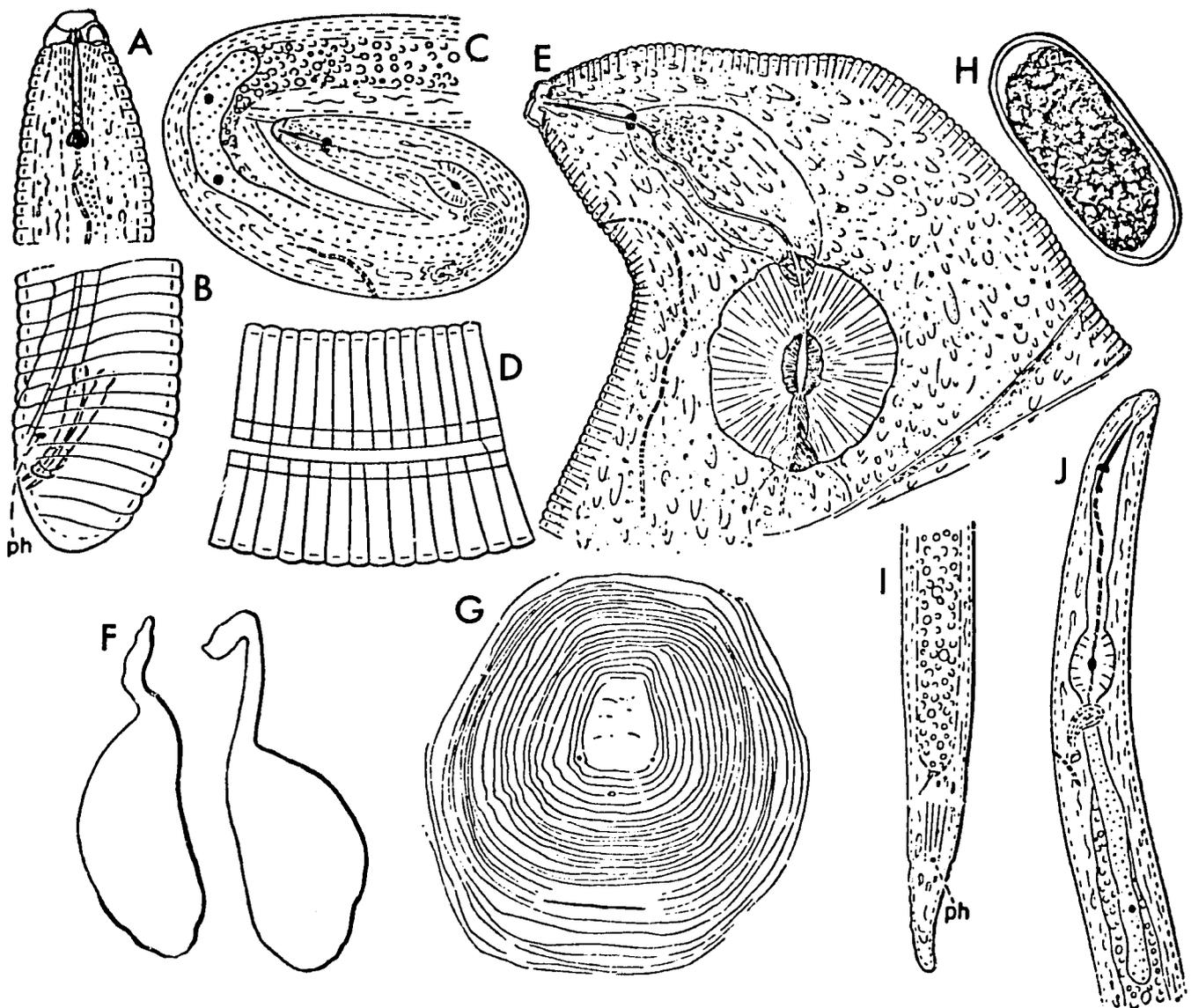


Figura 9.13. *Meloidogyne coffeicola*. A-D: Macho. E: Parte anterior de la hembra. F: Formas de cuerpos de hembras. G: Patrón perineal. H: Huevo. I, J: Larva. La forma del cuerpo de la hembra es característica y la cola larval es de una longitud equivalente a tres anchos del cuerpo en la región del ano. Se distingue de *M. exigua* por el patrón perineal con estrías entre el ano y la vulva. También por la forma del cuerpo de las hembras y la cola de la larva. Lordello y Zamith, 1960.

### C. Especies que Infectan otras Plantas Leñosas

#### 1. *M. brevicauda*

*M. brevicauda* es un parásito de té (*Camellia sinensis*) en Sri-Lanka (antes Ceilán). Las hembras son descritas como globulares con cuellos cortos si es que se alimentan en raíces de tejidos suaves. En raíces con tejido cortical corchoso y cilindros centrales leñosos, tienen cuerpos elongados con cuellos largos (Figura 9.18, D) y están encasilladas en cavidades tubulares revestidas de una sustancia viscosa suave. El poro excretor de la hembra está opuesto a las protuberancias del estilete, el cuello es dis-

tintivamente anuloso y el patrón perineal alargado es peculiar (Figuras 9.18, A-C). La longitud larval media es 0,525 mm (0,460-0,590 mm). La cola de la larva mide cerca del doble del diámetro del cuerpo en la región del ano y la punta es ampliamente redondeada. Las larvas son fuertemente anulosas (Figuras 9.18, E-I).

#### 2. *M. indica*

*M. indica* es la única especie de *Meloidogyne* descrita como capaz de reproducirse en *Citrus* spp. El cuerpo de la hembra tiene forma de saco con cuello corto. El patrón perineal no es muy notorio y está

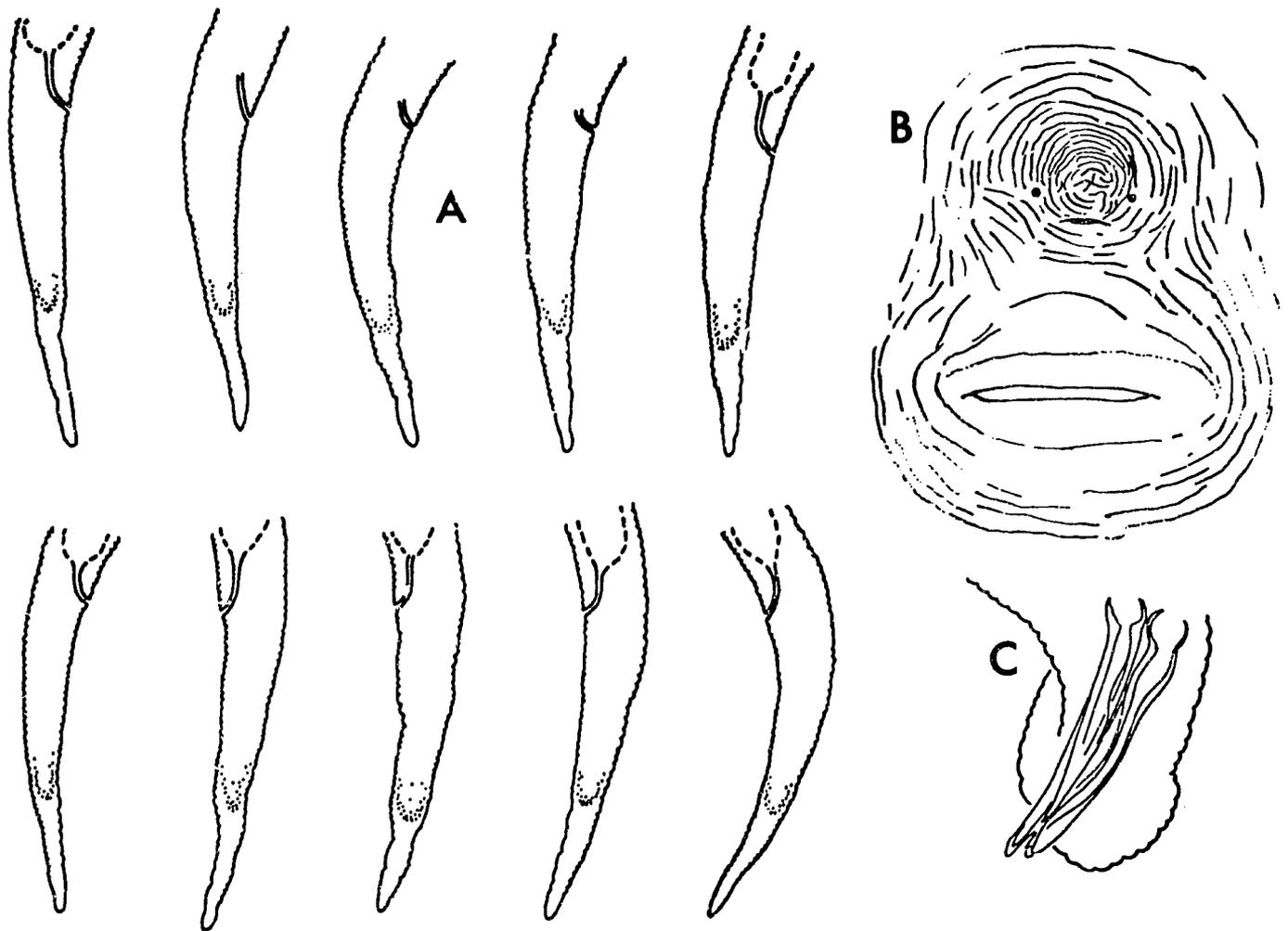


Figura 9.14. *Meloidogyne decalinzata*. A: Colas larvales. B: Patrón perineal. C: Parte posterior del macho. Whitehead, 1968.

compuesto de estrías lisas, muchas de las cuales son concéntricas alrededor de la punta de la cola; otras cruzan el área entre el ano y la vulva (Figura 9.19, F). Las protuberancias del estilete de la hembra son anchas, ya sea cóncavas en la parte anterior o inclinados en la parte posterior (Figuras 9.19, D, E). La cola de la larva es corta, cerca de  $1\frac{1}{2}$  a 2 veces el diámetro del cuerpo en la región del ano (Figura 9.19, A).

El único hospedero conocido son especies de *Citrus*.

#### D. Especies que Atacan Gramíneas

En climas cálidos cinco especies de *Meloidogyne* han sido descritas en gramíneas. A continuación se mencionan con sus hospederos y localidades típicas:

*M. spartinae*: *Spartina alterniflora* (esparto), Carolina del Sur (Sur de Estados Unidos).

*M. acronea*: *Sorghum vulgare* (sorgo), Suráfrica.

*M. graminis*: *Stenotaphrum secundatum* (grama), Florida (Sur de Estados Unidos).

*M. graminicola*: *Echinochloa colonum* (pata de gallo), Louisiana, (Sur de Estados Unidos).

*M. kikuyensis*: *Pennisetum clandestinum* (pasto kikuyo), Kenia.

Las primeras tres fueron anteriormente colocadas en el género *Hypsoperine* y las hembras tienen el cuello ventralmente situado y la protuberancia perineal propios de ese género. *M. spartinae* tiene la larva más larga hasta la fecha descrita en *Meloidogyne*; la longitud media es 0,762 mm (0,612-0,912 mm). La longitud larval de *M. acronea* es 0,450 mm (0,440-0,460 mm) y la de *M. graminis* es de 0,465 mm (0,420-0,510 mm). La larva de *M. spartinae* tiene cola larga que termina en un bulbo oval y puntiagudo (Figura 9.20, G). El hospedero típico de esta especie es el esparto suave que se desarrolla en pantanos donde el contenido de cloruro de sodio del agua es cerca del 2%.

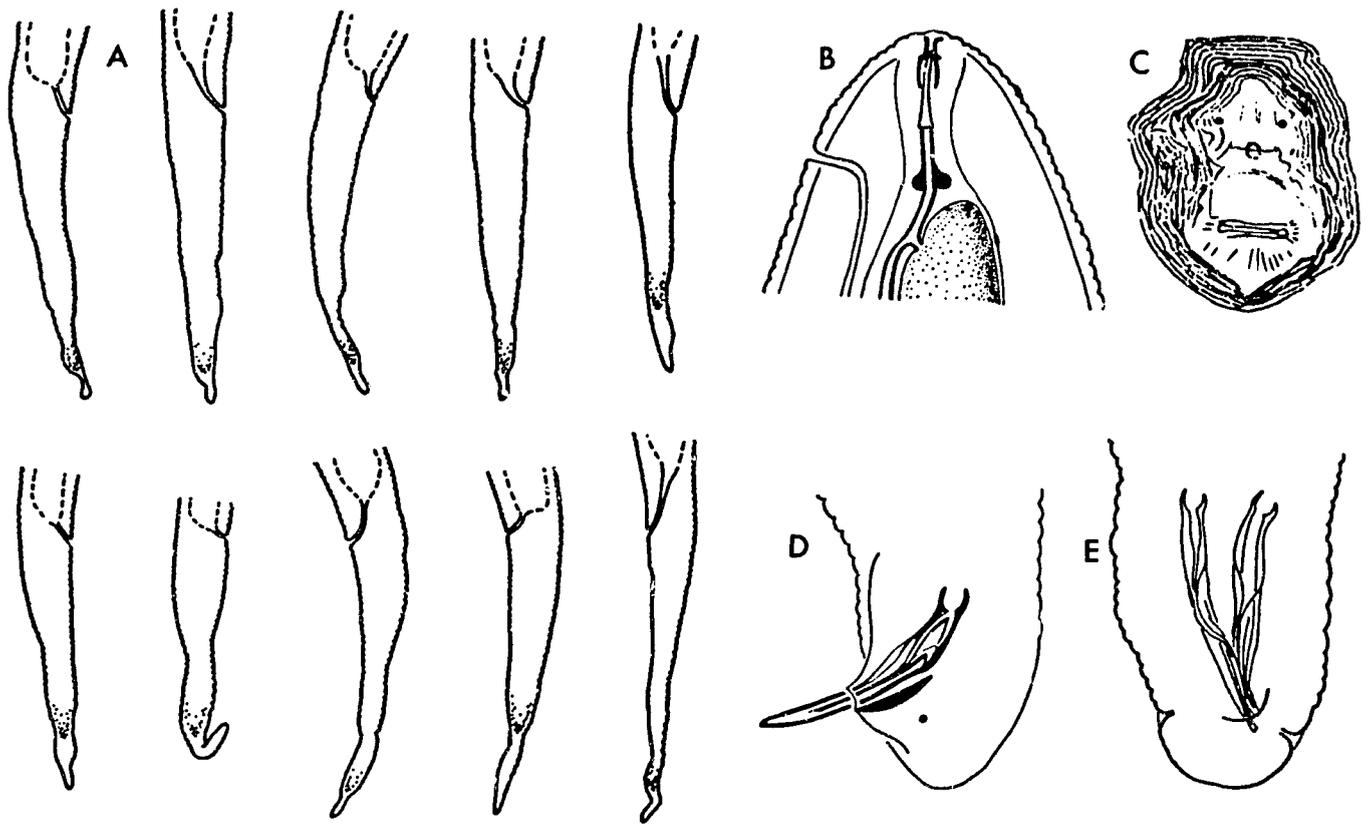


Figura 9.15. *Meloidogyne megadora*. A: Colas larvales. B: Parte anterior de la hembra. C: Patrón perineal; compárese con la Figura 9.14, B. D, E: Parte posterior del macho. Whitehead, 1968.

*M. acronea* y *M. graminis* son separadas por las formas y proporciones de la cola de la larva. Las colas de *M. acronea* (Figura 9.21, E) tienen puntas ampliamente redondeadas con una porción hialina mucho más corta que en las colas puntiagudas de *M. graminis* (Figura 9.22, D). La longitud de las colas de las larvas de *M. acronea* es  $5\frac{1}{2}$  veces el diámetro del cuerpo en la región del ano. Las colas de *M. graminis* miden de largo  $7\frac{1}{2}$  veces el diámetro del cuerpo en la región del ano (Figura 9.22, D). El poro excretor de la hembra de *M. acronea* es posterior al ápice de la cabeza a una distancia equivalente a 3 longitudes del estilete, comparado con cerca de una longitud para *M. graminis* (Figuras 9.21, B y 9.22, B).

*M. kikuyensis* y *M. graminicola* pueden ser separadas por su respectiva longitud larval, 0,325 mm (0,290-0,360 mm) y 0,449 mm (0,415-0,484 mm). La cola de las larvas de *M. kikuyensis* (Figura 9.23, E, Q) mide cerca de  $2\frac{1}{2}$  veces el diámetro del cuerpo en la región anal y se adelgaza hasta formar una punta redondeada. La cola larval de *M. graminicola* mide cerca de 6 veces el diámetro del cuerpo a la altura del ano (Figura 9.24, E). El patrón perineal de *M. kikuyensis* tiene estructuras distintivas

como mejillas en ambos extremos de la vulva. Estas no están presentes en *M. graminicola* (Figuras 9.23, T y 9.24, G).

*M. graminicola* es un parásito común del arroz en la India, Tailandia y Laos, y 31 cultivares de arroz estuvieron infectados en experimentos de Louisiana (Estados Unidos) (Golden y Birchfield, 1968). En Tailandia se encuentra en almácigos de arroz que generalmente son mantenidos húmedos pero no inundados. Los nódulos son generalmente terminales en las raíces de las plántulas de arroz y las plántulas se enanifican. Cuando se trasplantan en arrozales inundados, la infección no se disemina a nuevas raíces (Taylor, 1968).

#### E. Especies Parásitas de la Soya

*M. inornata* y *M. bauruensis* han sido descritas como parásitos de soya en Brasil. *M. inornata* se encontró en la región de Campinas de Brasil donde se evaluaron cultivares de soya para resistencia. Esta especie atrajo la atención cuando el cv. La-41-1219, que fue altamente resistente a *M. inornata* en Campinas, no fue resistente en la región de Bauru donde *M. incognita* está presente.

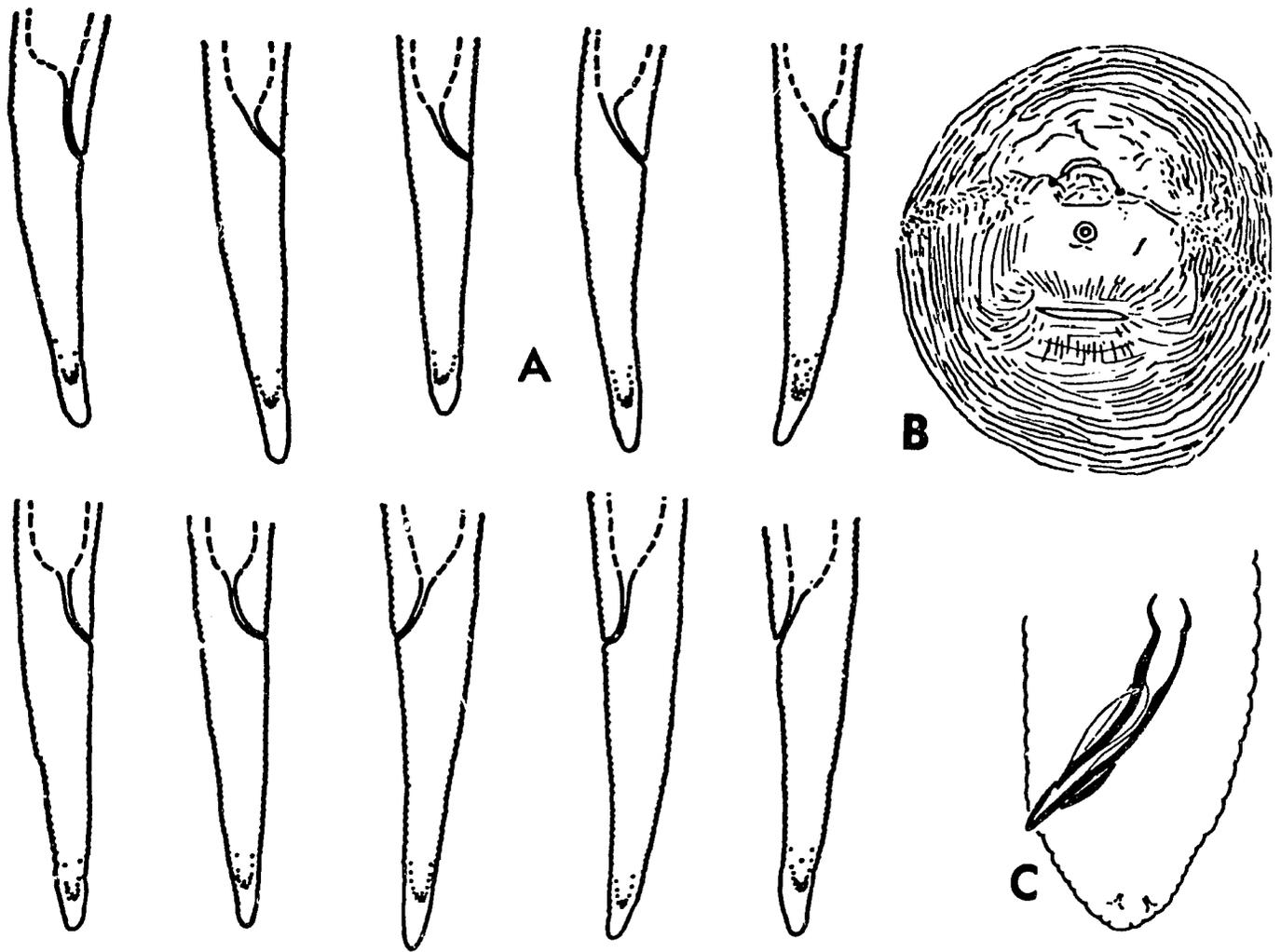


Figura 9.16. *Meloidogyne africana*. A: Coelias larvales. B: Patrón perineal. C: Parte posterior del macho. Whitehead, 1968.

*M. inornata* es descrita como estrechamente relacionada con *M. incognita*, con la mayor diferencia en el poro excretor de la hembra que en *M. incognita* (Figura 9.1, D) está a una longitud del estilete por detrás del ápice de la cabeza y en *M. inornata* está a  $2\frac{1}{2}$  longitudes del estilete (Figura 9.25, D).

*M. bauruensis*, en otras pruebas de cultivares de soya, atacó sólo al cultivar Abura y fue originalmente descrita como una subespecie, *M. javanica bauruensis*. Los caracteres más distintivos son el poro excretor de la hembra que está una mitad de la longitud del estilete posterior al ápice de la cabeza (Figura 9.26, E) comparado con  $2\frac{1}{2}$  longitudes del estilete para *M. javanica* (Figura 9.3, A). Los patrones perineales de *M. bauruensis* (Figura 9.26, G) tienen líneas laterales que son menos evidentes que los de *M. javanica*, con estrías que generalmente se extienden sin quebrarse desde el sector dorsal hasta los sectores ventrales.

#### F. Especies Registradas en Otras Plantas Hospederas

##### 1. *M. thamesi*

Cuando Chitwood (1949) redescubrió *M. arenaria* también describió "un nematodo muy similar colectado por W.H. Thames de ramio (*Boehmeria utilis*) en Florida (Estados Unidos)". El ilustró ésto como "*M. arenaria* de *Boehmeria*" (Figura 9.6, I-S). Posteriormente él la hizo subespecie, *M. arenaria thamesi* destacando "una serie vertical de marcas transversales" en el patrón perineal y la cola roma de la larva que tiende a ser bífida o trífida (Figura 9.6, R, S) (Chitwood, Specht y Havis, 1952). Esta especie ha sido identificada en California (Estados Unidos) en varios hospederos. Whitehead (1968) obtuvo una población del hospedero y la localidad tipo. El destacó que los patrones cumplían la descripción de Chitwood y permanecían muy constantes durante el período de cultivo. Di Muro (1971)

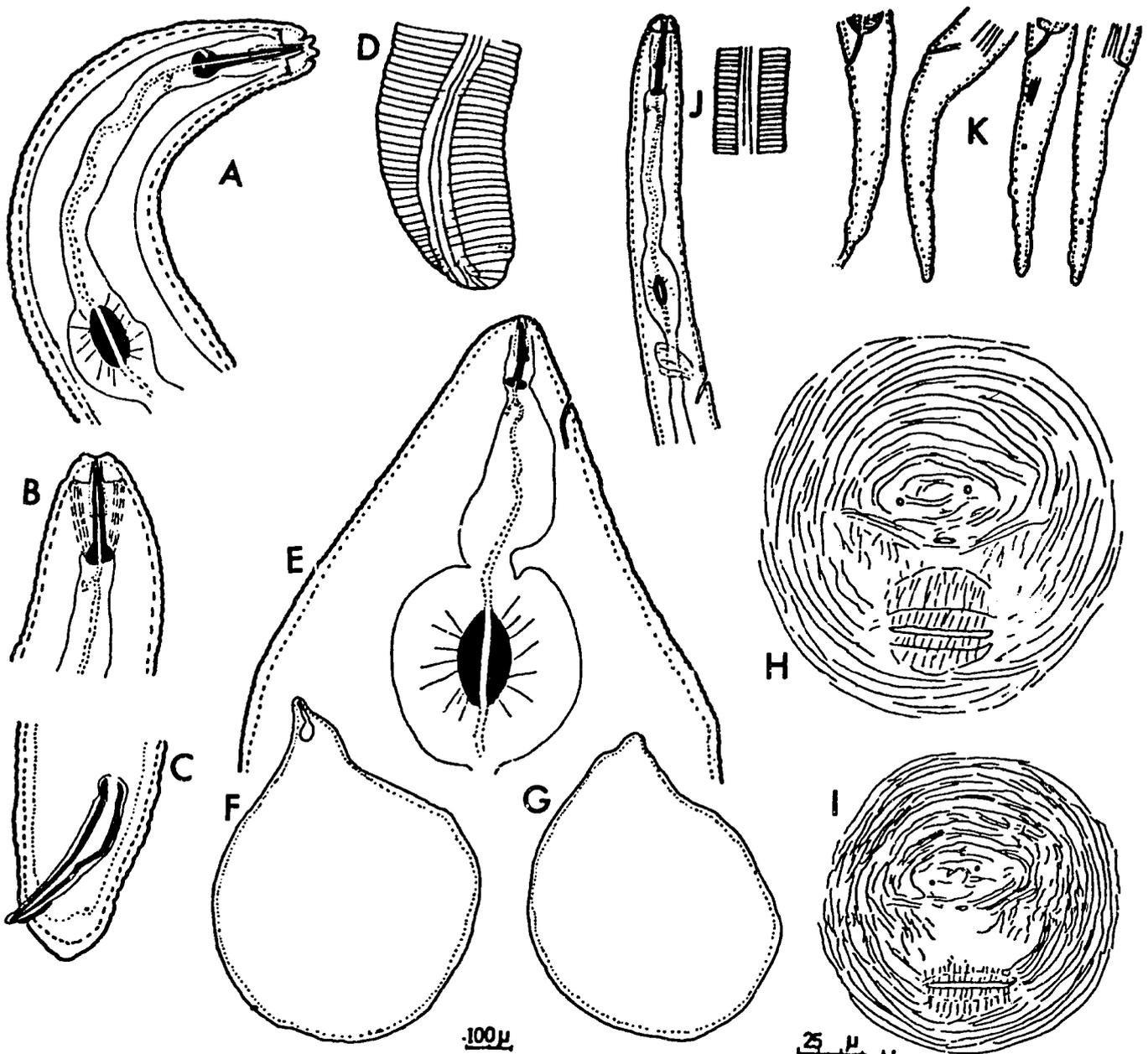


Figura 9.17. *Meloidogyne oteifae*. A-D: Parte anterior del macho, estilete, espículas y parte posterior. E-G: Parte anterior de la hembra y forma del cuerpo. H, I: Patrones perineales. J, K: Larvas. Elmiligy, 1968.

informó que *M. thamesi* fue la siguiente en importancia después de *M. incognita* en campos de tabaco en Italia. En otros lugares ha sido raramente registrada.

## 2. *M. ethiopica*

*M. ethiopica* fue descrita como parásito de tomate en Tanganika (hoy parte de Tanzania) y se ha registrado también su presencia en Rodesia y Suráfrica. Es cercana a *M. arenaria* con patrones perineales (Figura 9.27, F) muy similares a esta especie, pero la cabeza del macho (Figura 9.27, C) es más aguda

y tiene dos anillos de igual longitud, posteriores a la región labial en los sectores sub-laterales de la cabeza, en comparación con uno ancho y dos anillos pequeños para *M. arenaria* (Figura 9.6, A, B). "Las espículas son de paredes más gruesas con columnas fuertemente retorcidas" (Figura 9.27, D), Whitehead (1968).

## 3. *M. megriensis*

*M. megriensis* fue descrita como *Hypsoperine megriensis* en *mehta longifolia* (menta) en Megri, Armenia, URSS. Las hembras maduras tienen cuer-

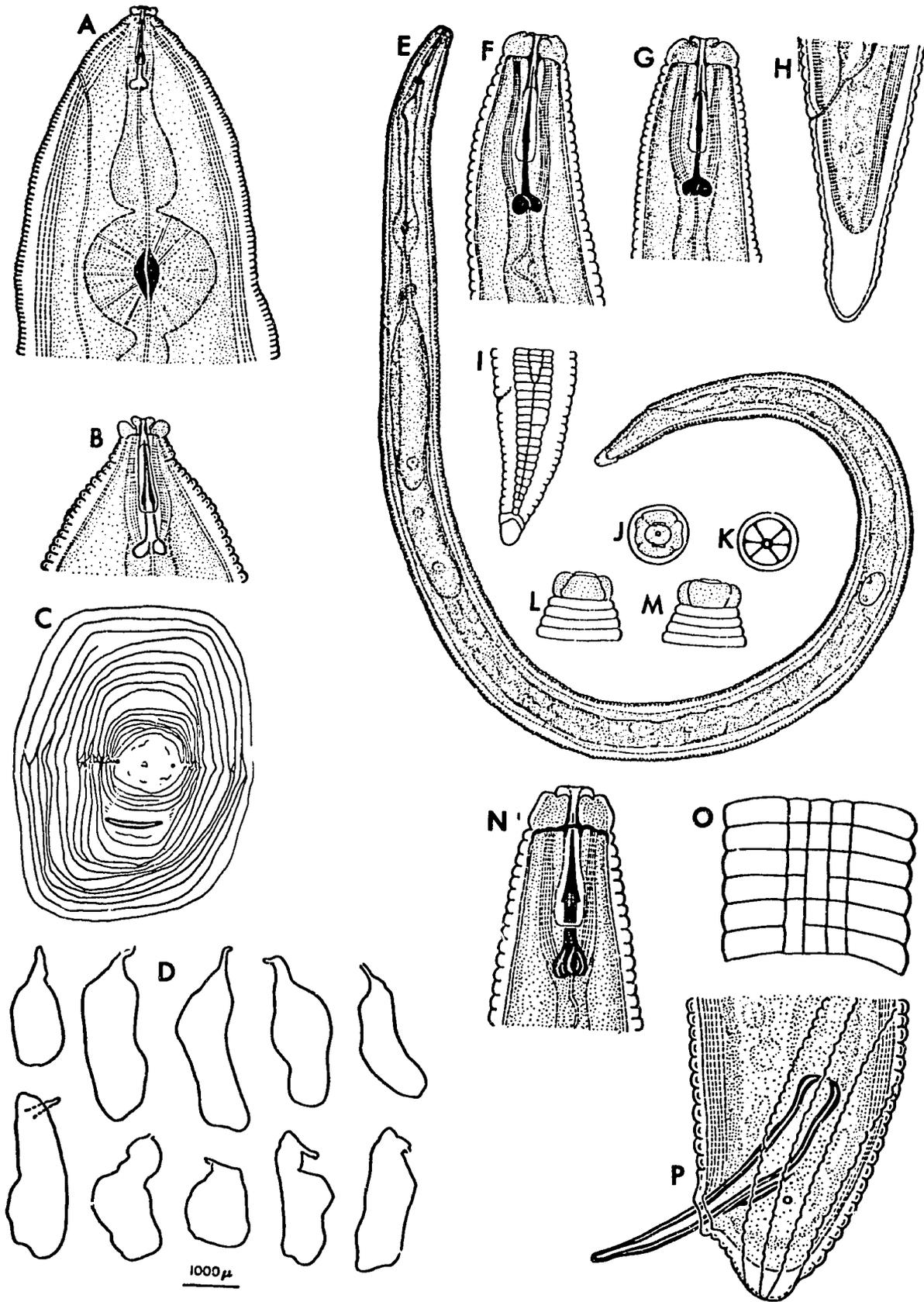


Figura 9.18. *Meloidogyne brevicauda*. A, B: Parte anterior de la hembra. C: Patrón perineal. D: Formas del cuerpo de la hembra. E-M: Larvas. N-P: Macho. El patrón perineal y la corta cola larval son característicos. Loos, 1953.

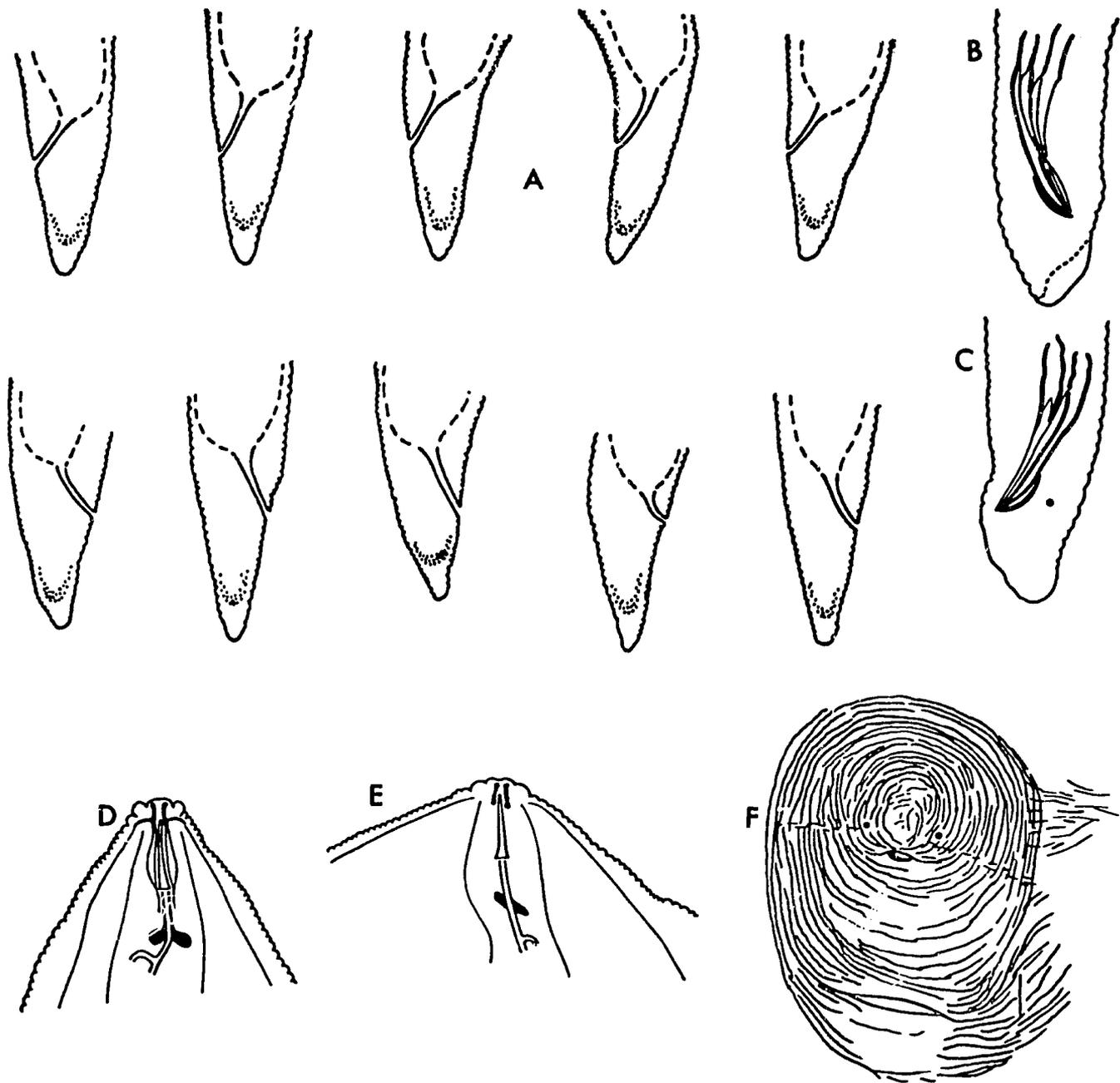


Figura 9.19. *Meloidogyne indica*. A: Colas de larvas. B, C: Parte posterior del macho. D, E: Parte anterior de la hembra. F: Patrón perineal. Whitehead, 1968.

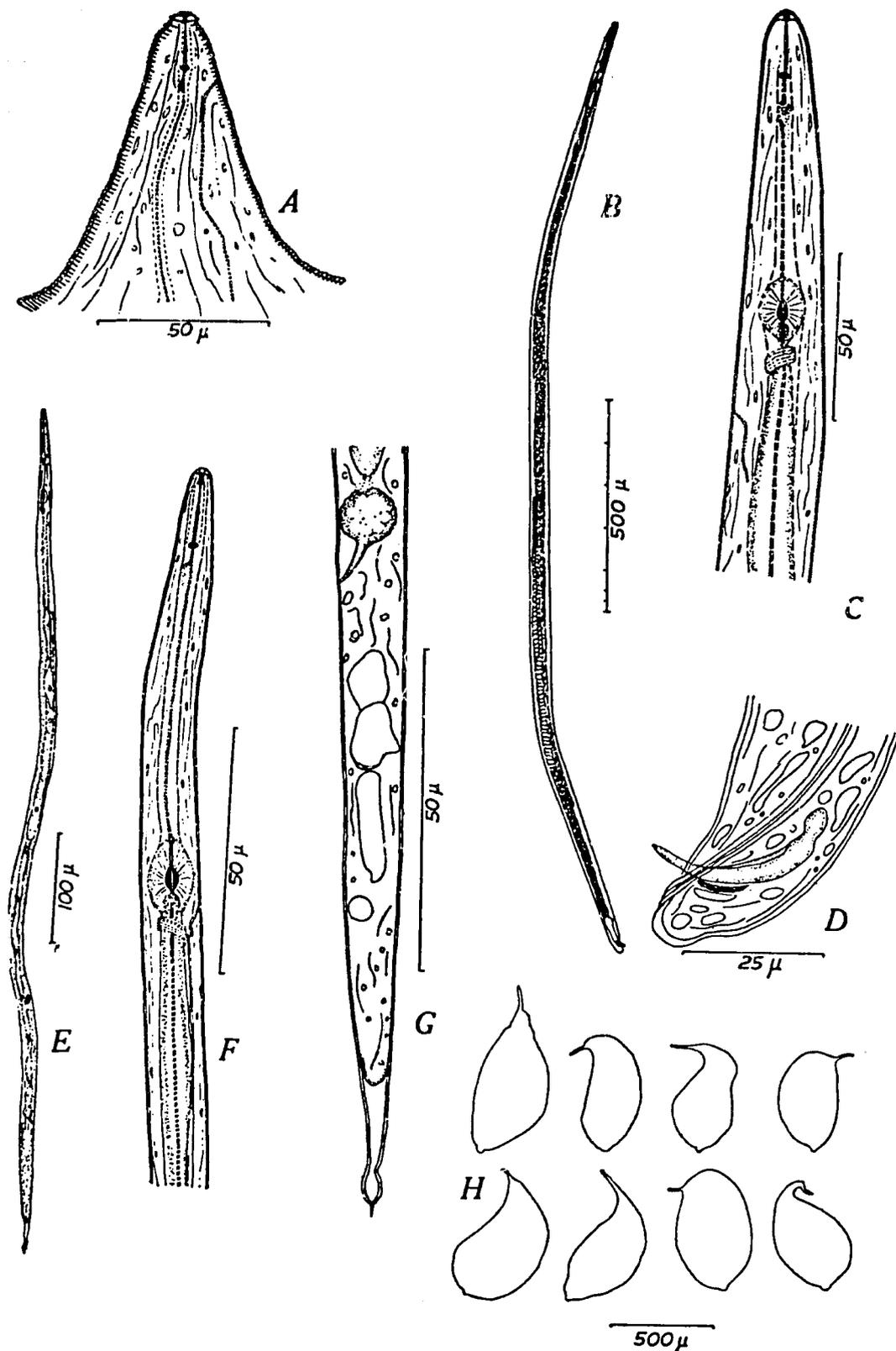


Figura 9.20. *Meloidogyne spartinae*. A: Parte anterior de la hembra. B, D: Macho. E-G: Larvas. H: Formas de cuerpos de hembras. La cola en las larvas es característica por su longitud (aproximadamente nueve veces el diámetro del cuerpo a la altura del ano) y por el bulbo y el mucro al final. El cuerpo de la hembra tiene el cuello localizado ventralmente y una protuberancia posterior. Rau y Fassuliotis, 1965.

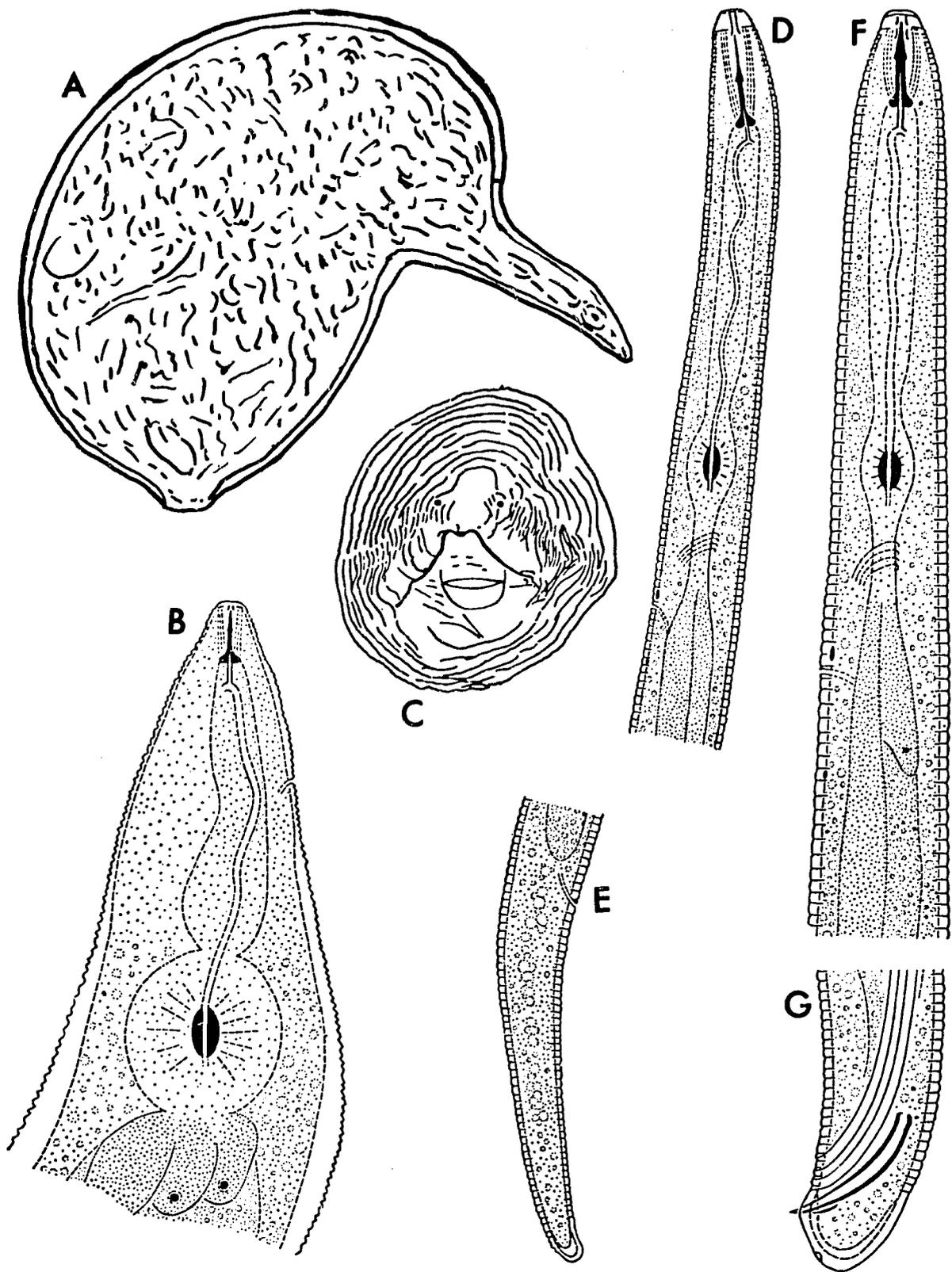


Figura 9.21. *Meloidogyne acronea*. A: Forma del cuerpo de la hembra (contorno trazado de una foto). B: Parte anterior de la hembra. C: Patrón perineal. D, E: Larva F, G: Macho. La hembra tiene el cuello localizado ventralmente. La cola de la larva tiene un final ampliamente redondeado con una porción hialina muy corta. Coetzee y Botha, 1975. Patrón perineal de Whitehead, 1968.

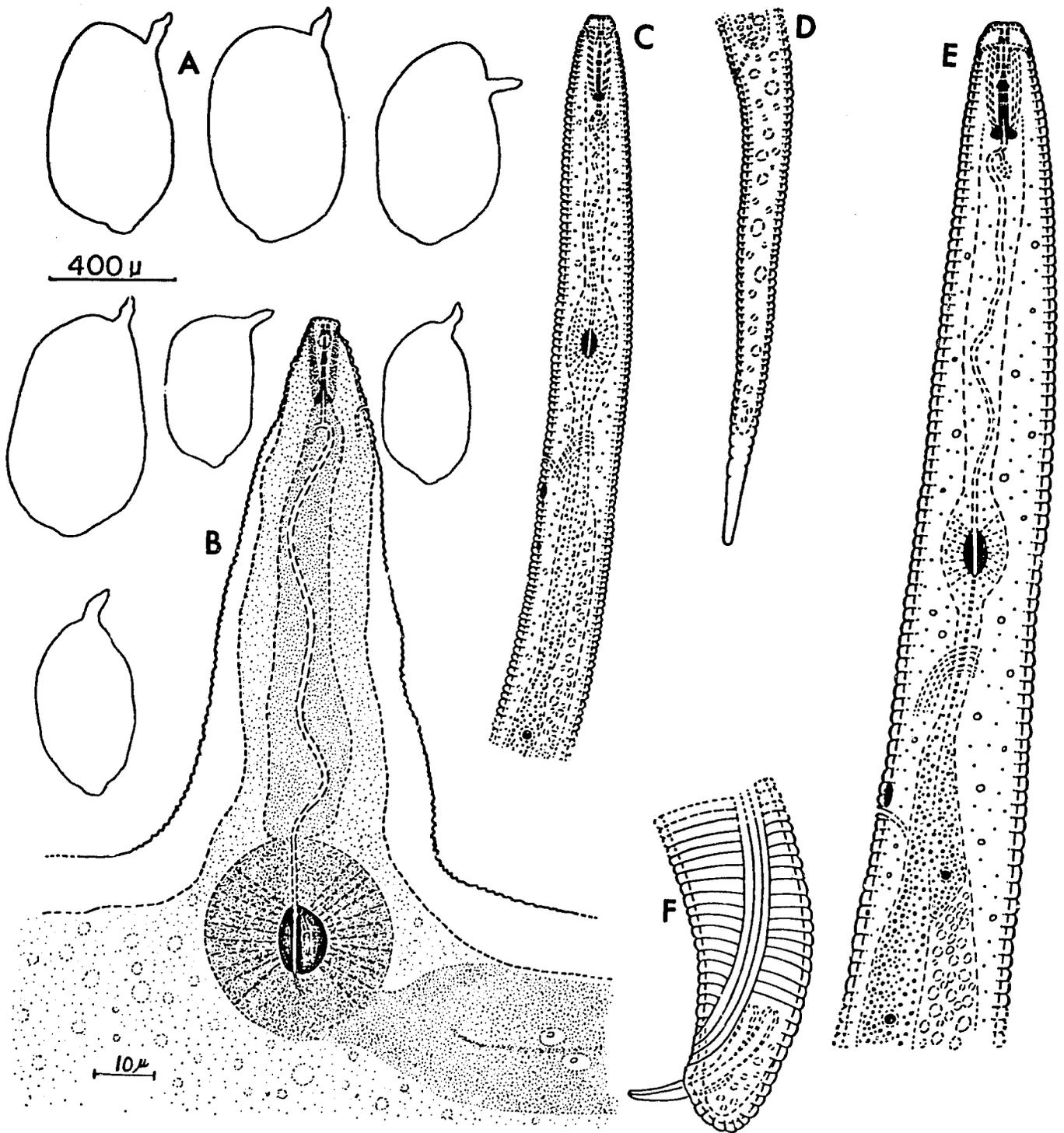


Figura 9.22. *Meloidogyne graminis*. A: Siete formas de cuerpo. El cuerpo es oval con una protuberancia. La posición del cuello es ventral. B: Parte anterior de la hembra. Nótese la posición ventral de las glándulas del esófago. C, D: Larva. E, F: Macho. La longitud de la cola de la larva es  $7\frac{1}{2}$  veces el diámetro del cuerpo a la altura del ano. La cola tiene una larga porción hialina y una punta angosta y redondeada. Sledge y Golden, 1964.

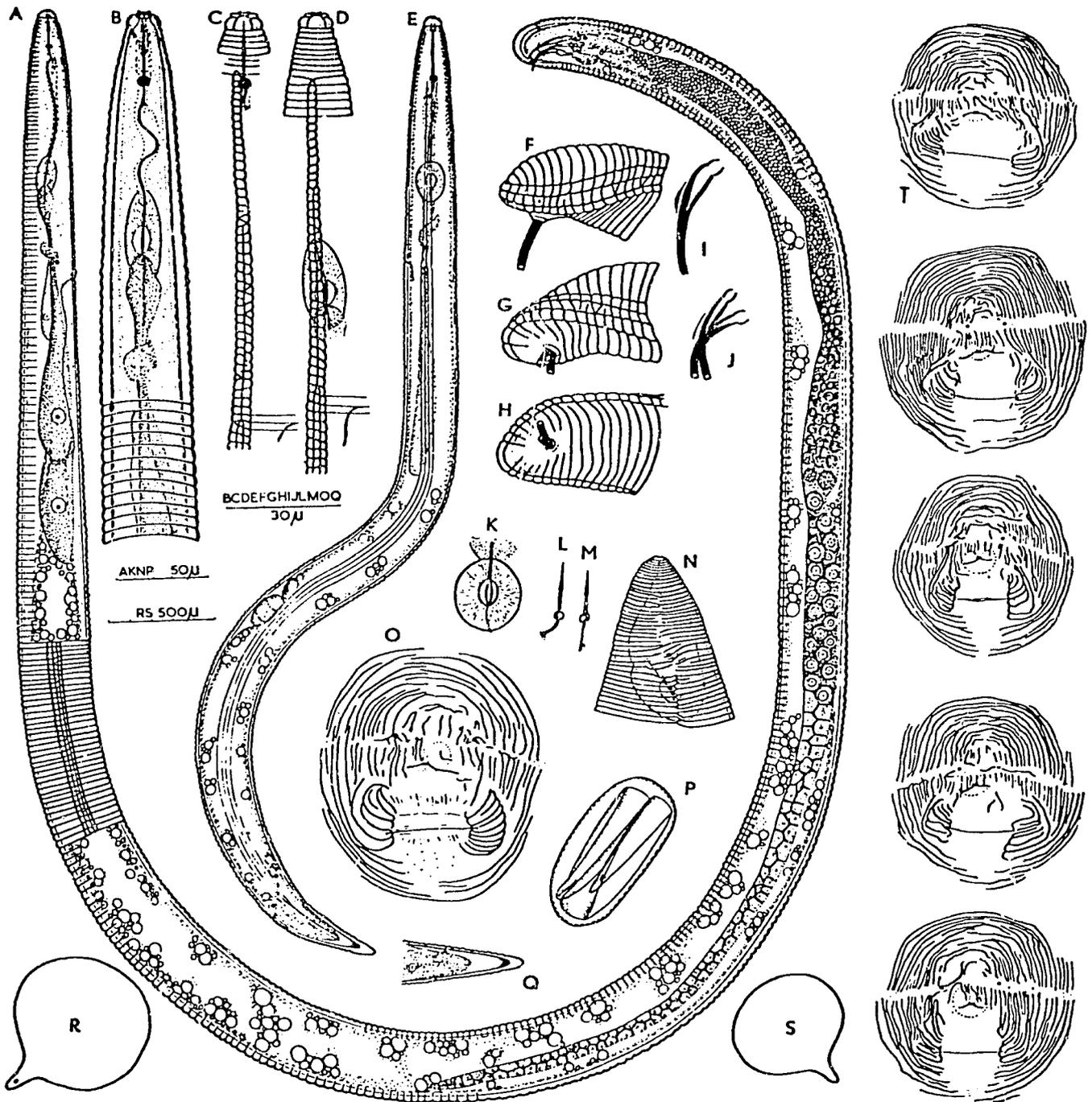


Figura 9.23. *Meloidogyne kikuyensis*. A-D: Parte anterior del macho. E-Q: Larva. F-J: Parte posterior del macho, y espículas. K-N: Hembra. O-T: Patrones perineales. P: Huevo con su larva. R, S: Formas de cuerpos de hembras. La longitud de la cola de la larva es aproximadamente  $2\frac{1}{2}$  veces el diámetro del cuerpo en la región anal. De Grisse, 1960.

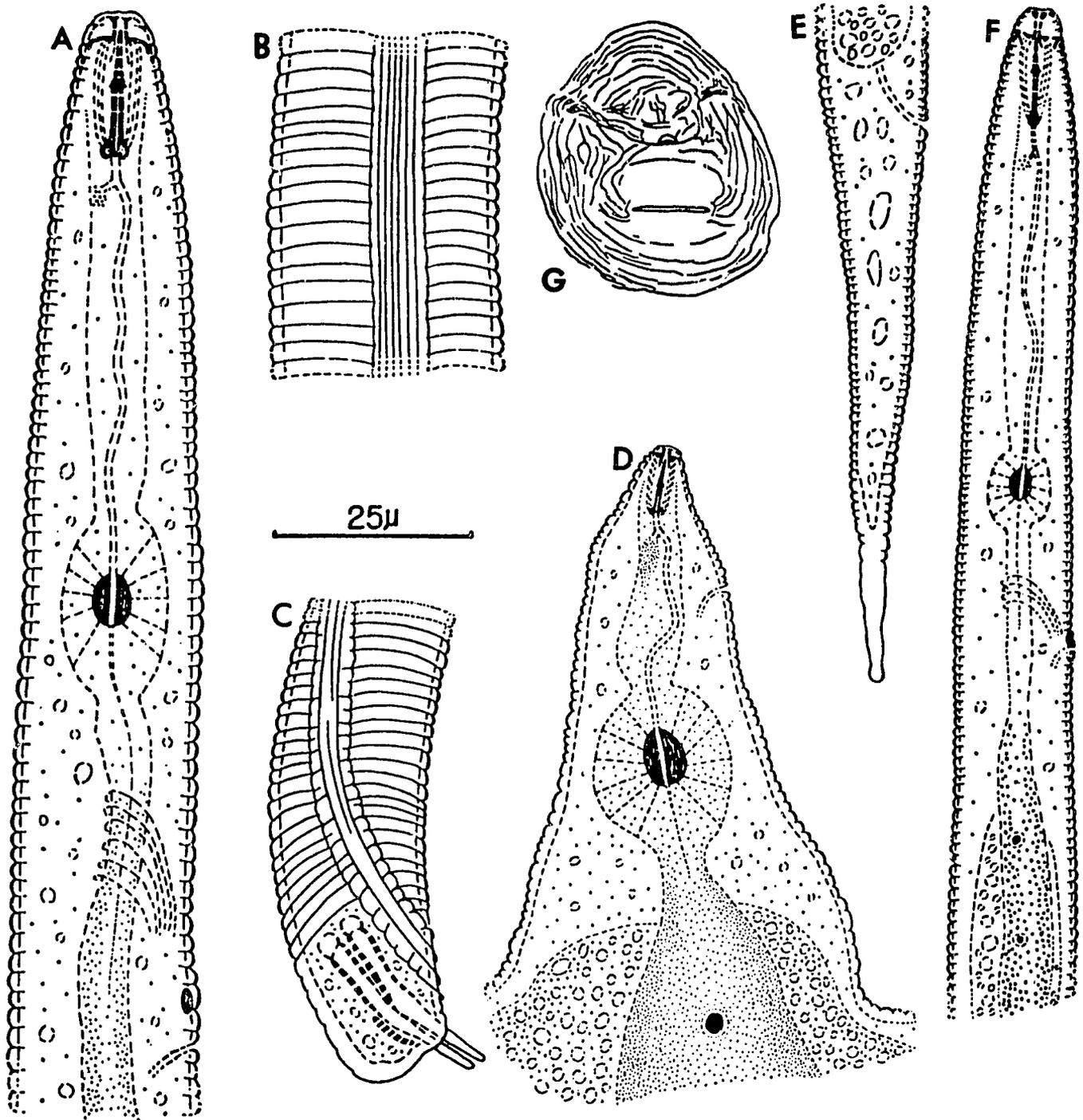


Figura 9.24. *Meloidogyne graminicola*. A-C: Parte anterior del macho, campos laterales y parte posterior. D: Parte anterior de la hembra. E, F: Larva. G: Patrón perineal (Whitehead, 1968). Golden y Birchfield, 1965.

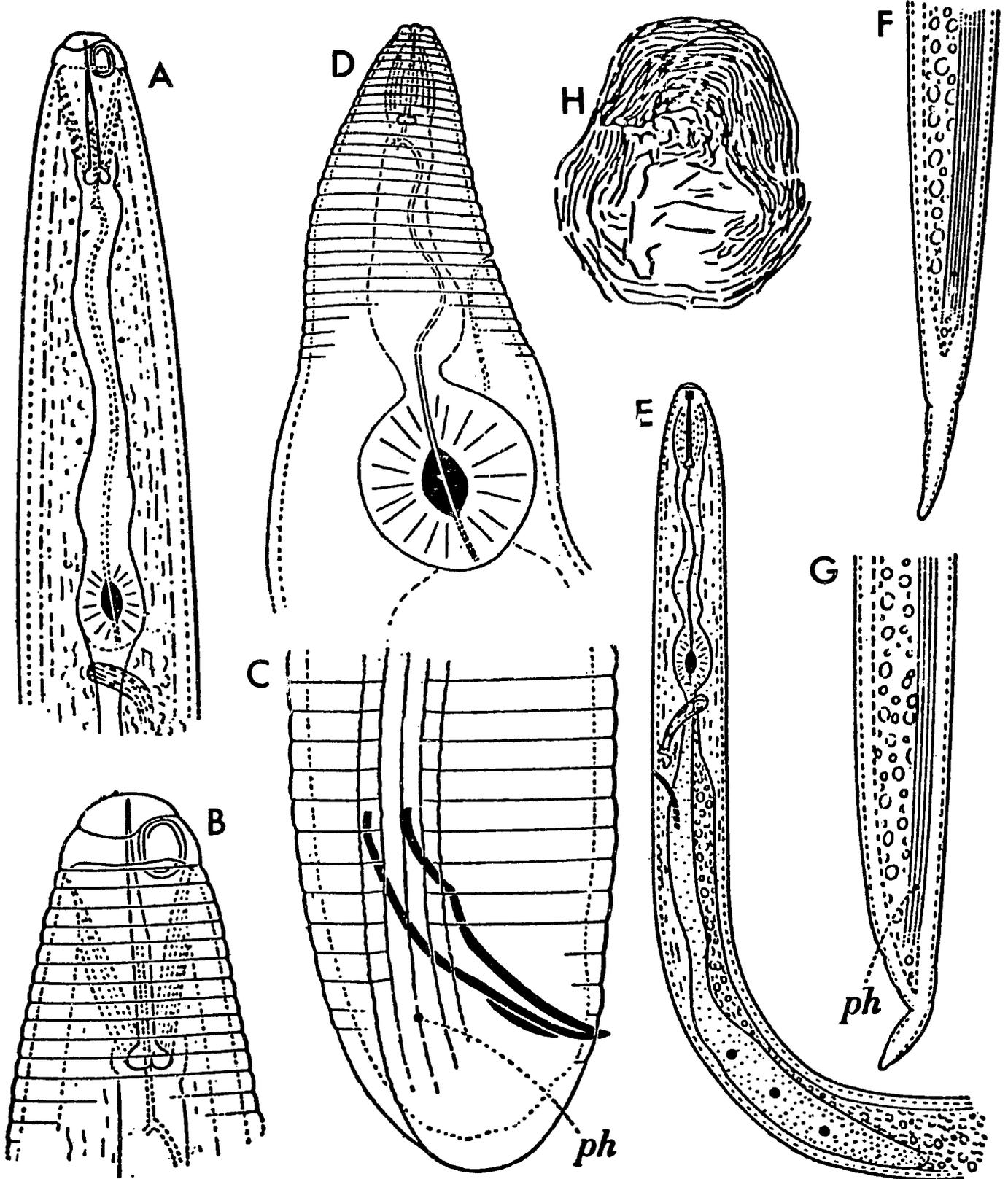


Figura 9.25. *Meloidogyne inornata*. A-C: Parte anterior del macho, estilete y parte posterior. D: Parte anterior de la hembra. E-G: Larvas. H: Patrón perineal. El poro excretor en la hembra está a  $2\frac{1}{2}$  veces la longitud del estilete desde la punta de la cabeza. Lordello, 1956a.

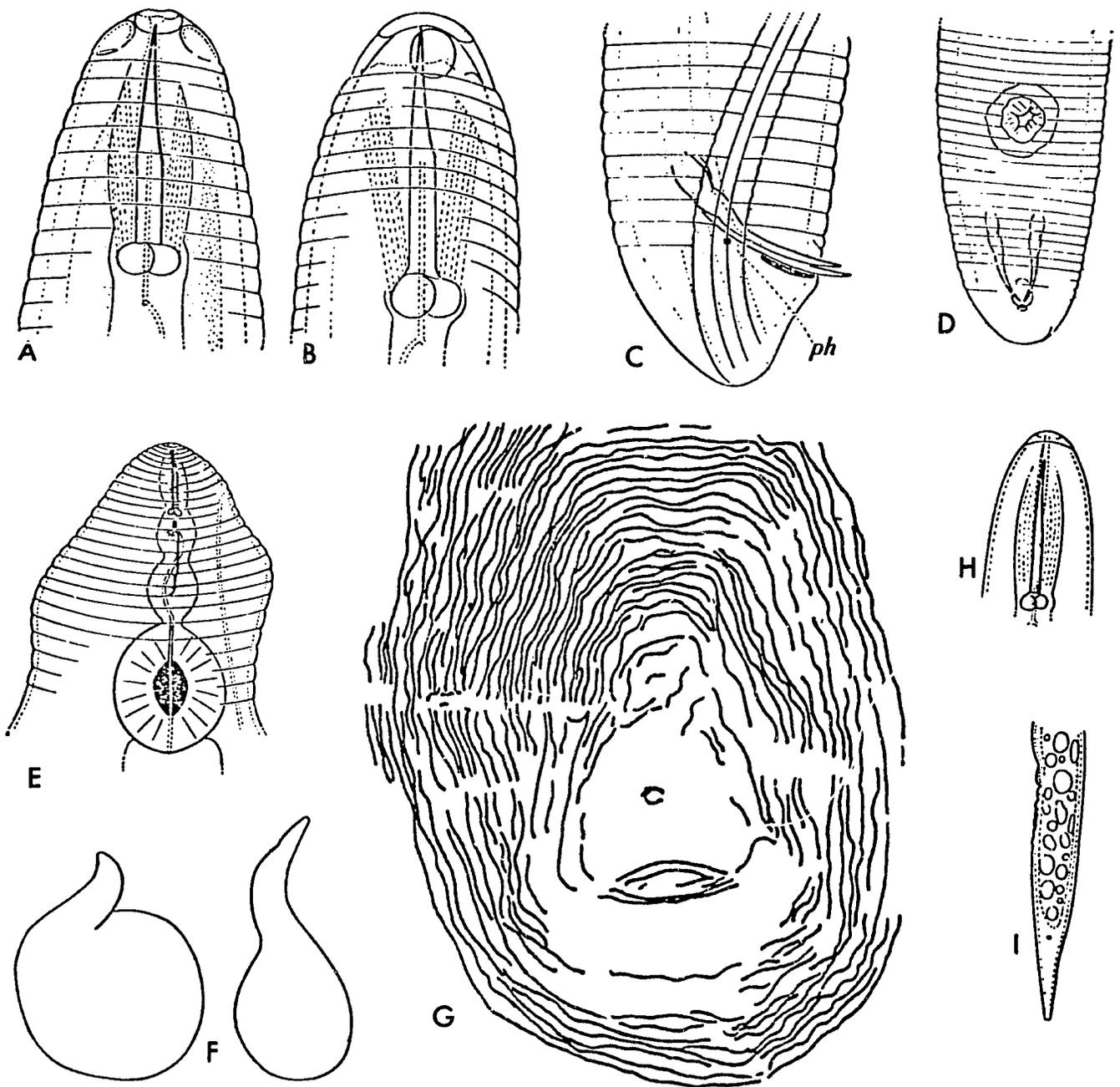


Figura 9.26. *Meloidogyne bauruensis*. A-D: Parte anterior y posterior del macho. E: Parte anterior de la hembra. F: Formas del cuerpo de la hembra. G: Patrón perineal. H, I: Parte anterior y posterior de la larva. Lordello, 1956b.

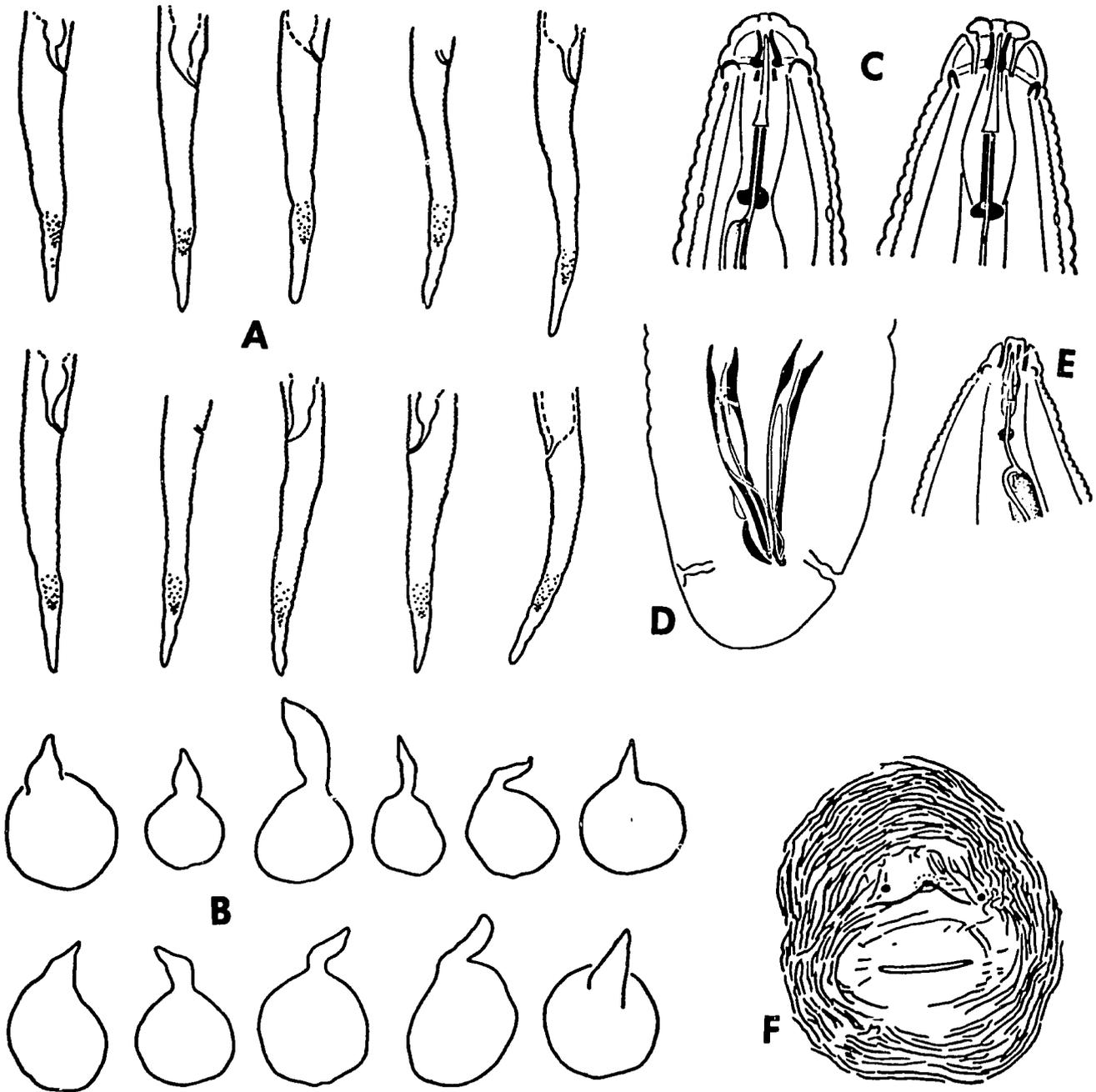


Figura 9.27. *Meloidogyne ethiopica*. A: Colas de larvas. B: Formas de cuerpos de hembras. C: Parte anterior del macho. D: Parte posterior del macho. E: Parte anterior de la hembra. F: Patrón perineal. Whitehead, 1968.

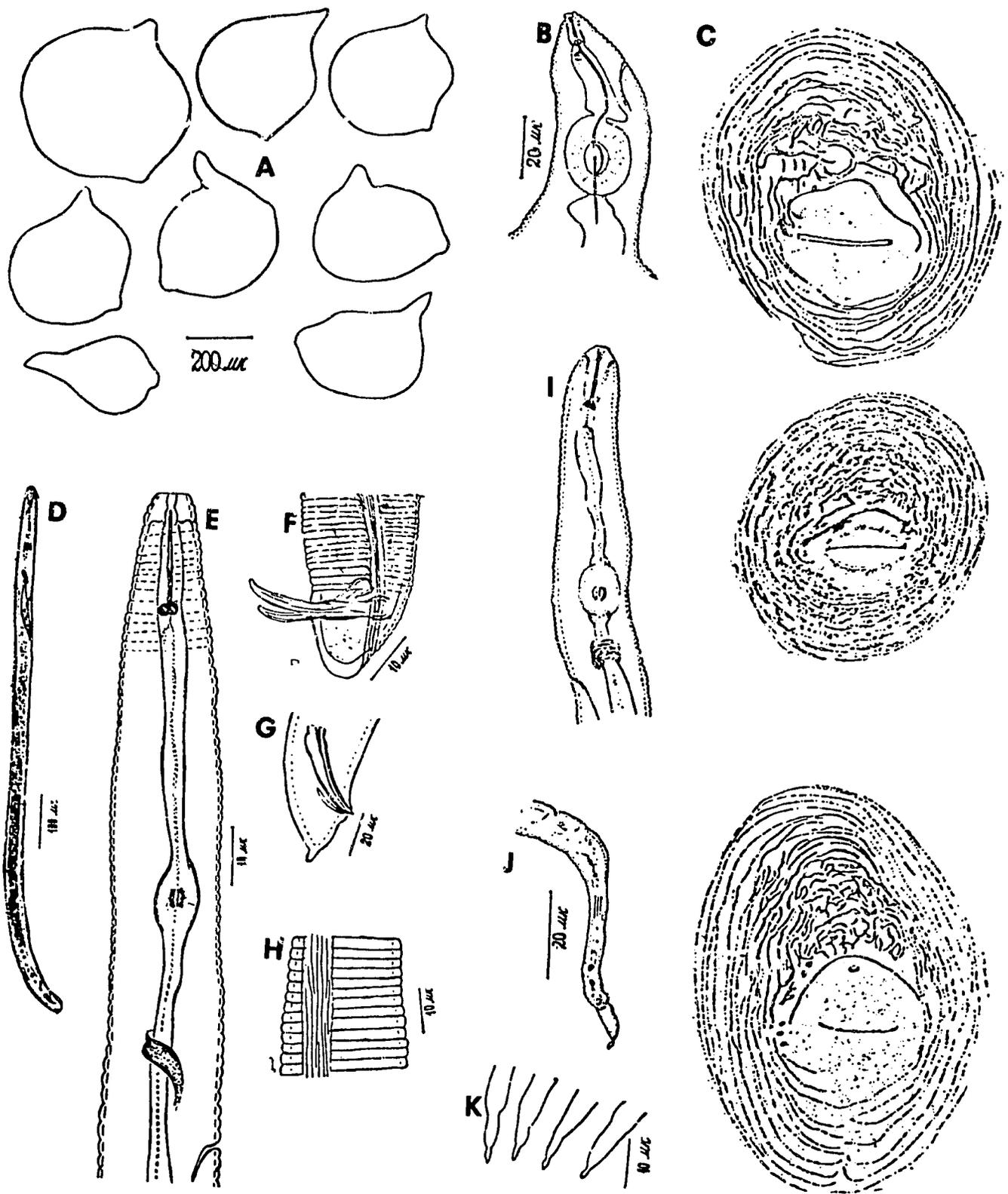


Figura 9.28. *Meloidogyne megricensis*. A: Formas que toma el cuerpo de la hembra. Siete de las ocho formas tienen un cuello corto en ángulo al eje del cuerpo, y una protuberancia posterior. B: Parte anterior de la hembra. C: Patrones perineales. D-H: Macho, longitud total, parte anterior, dos regiones posteriores con formas diferentes, y campo lateral. I-K: Larvas. Esta especie fue originalmente descrita en el género *Hypso-perine*. Poghossian, 1971.

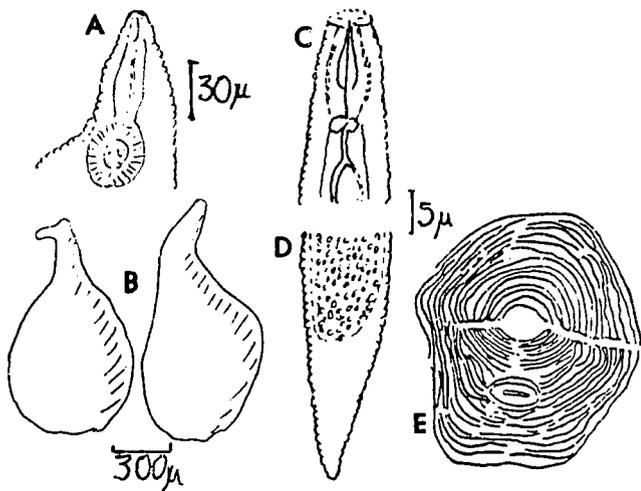


Figura 9.29. *Meloidogyne lordelloi*. A, B: Hembra. C, D: Larva. E: Patrón perineal. El patrón perineal difiere del de *M. javanica* en las estrías presentes entre el ano y la vulva. Da Ponte, 1969.

pos globulares con cuellos cortos ventralmente situados y protuberancias perineales distintivas (Figuras 9.28, A). Los patrones perineales son redondos a ovales y algunos tienen puntuaciones rodeando la vulva y el ano o estriaciones gruesas algo quebradas en el arco dorsal (Figura 9.28, C). Un dibujo de la cola del macho muestra una distintiva proyección en el extremo, otro dibujo no (Figura 9.28, F, G). La cola de la larva tiende a tener extremo bulboso (Figuras 9.28, J, K). La longitud media de la larva es 0,412 mm (0,358-0,467 mm) y la que es ilustrada tiene una cola cuya longitud es cerca de 7 veces el diámetro del cuerpo en la región anal (Figura 9.28, J).

#### 4. *M. lordelloi*

*M. lordelloi* fue descrita de Brasil como un parásito de cactus (*Cereus macrogonus*). Las medidas de la especie son similares a las de *M. javanica*. El patrón perineal es también muy parecido al de *M. javanica* pero difiere en tener estrías entre el ano y la vulva y líneas laterales anchas que generalmente no llegan a los extremos del patrón (Figura 9.29, E).

#### 5. *M. lucknowica*

*M. lucknowica* fue descrita como parásito de calabaza esponjosa (*Luffa cylindrica*) en Lucknow, India. Los cuerpos ilustrados de las hembras varían grandemente en forma (Figura 9.30, B) y algunas tienen una ligera protuberancia de la región perineal. Los patrones perineales tienen líneas laterales distintivas entre los sectores ventral y dorsal, sin estrías o con pocas estrías que se extienden sin quebrarse desde un sector al otro (Figura 9.30, C). Las cisuras continúan hasta el nivel del estilete. En estos caracteres las hembras semejan las de *M. ja-*

*vatica*. La longitud larval es 0,492 mm (0,410-0,575 mm); las colas de las larvas son de varias formas (Figura 9.30, I) y la longitud del estilete larval (desde la punta a la superficie posterior de las protuberancias) es 0,014 mm (Figura 9.30, F). Los caracteres más definitivos son: seis líneas laterales en la mitad del cuerpo del macho (Figura 9.30, E); el gubernaculo que tiene forma de corazón en vista ventral (Figura 9.30 D) y la longitud desigual de las espículas del macho (Figuras 9.30 D, G).

### III. RESUMEN

#### A. Enfoque de Identificación

La identificación de las especies de *Meloidogyne* es facilitada al considerarse todo lo conocido acerca de una población incluyendo localidad, clima, relaciones botánicas de la planta hospedera y lo que ha sido encontrado previamente bajo condiciones similares y en plantas relacionadas. Este enfoque mental, hace recordar pocas probabilidades que pueden ser rápidamente confirmadas refiriéndose a la descripción original o a otras descripciones disponibles.

Procedimiento de identificación: Un procedimiento eficiente para el nematólogo menos experimentado o para uno que está comenzando un estudio de reconocimiento en una región no explorada, es el siguiente: 1) Colectar ampliamente plantas de los cultivos de la región, teniendo cuidado de obtener buenas muestras representativas de ca la campo. 2) Identificar los nematodos del nódulo de la raíz por la Prueba Diferencial de Hospederos de Carolina del Norte como se resume en el Apéndice 1. Esta prueba será la identificación de *M. arenaria*, *M. hapla*, *M. incognita* y *M. javanica*, que son las especies más probablemente presentes. También detectará razas e infestaciones mezcladas. El resultado será la identificación de las principales especies en la región y de sus plantas hospederas.

La Prueba Diferencial de Hospederos debe ser complementada por un estudio microscópico cuidadoso de las hembras, machos y larvas. Con la práctica de identificación al microscopio, el nematólogo será rápidamente capaz de identificar las especies de mayor importancia en su región. Las poblaciones que no puedan ser identificadas por la Prueba Diferencial de Hospederos pueden ser comparadas con otras especies en los varios grupos de los Cuadros 8.1 y 9.1.

#### B. Técnica de Identificación

Para obtener patrones perineales típicos o promedios de longitud larval, es necesario examinar una muestra representativa de una población. Esta muestra debe contener nematodos de varias partes del campo y es muy importante que sean examinadas por lo menos 10 a 20 hembras o larvas.

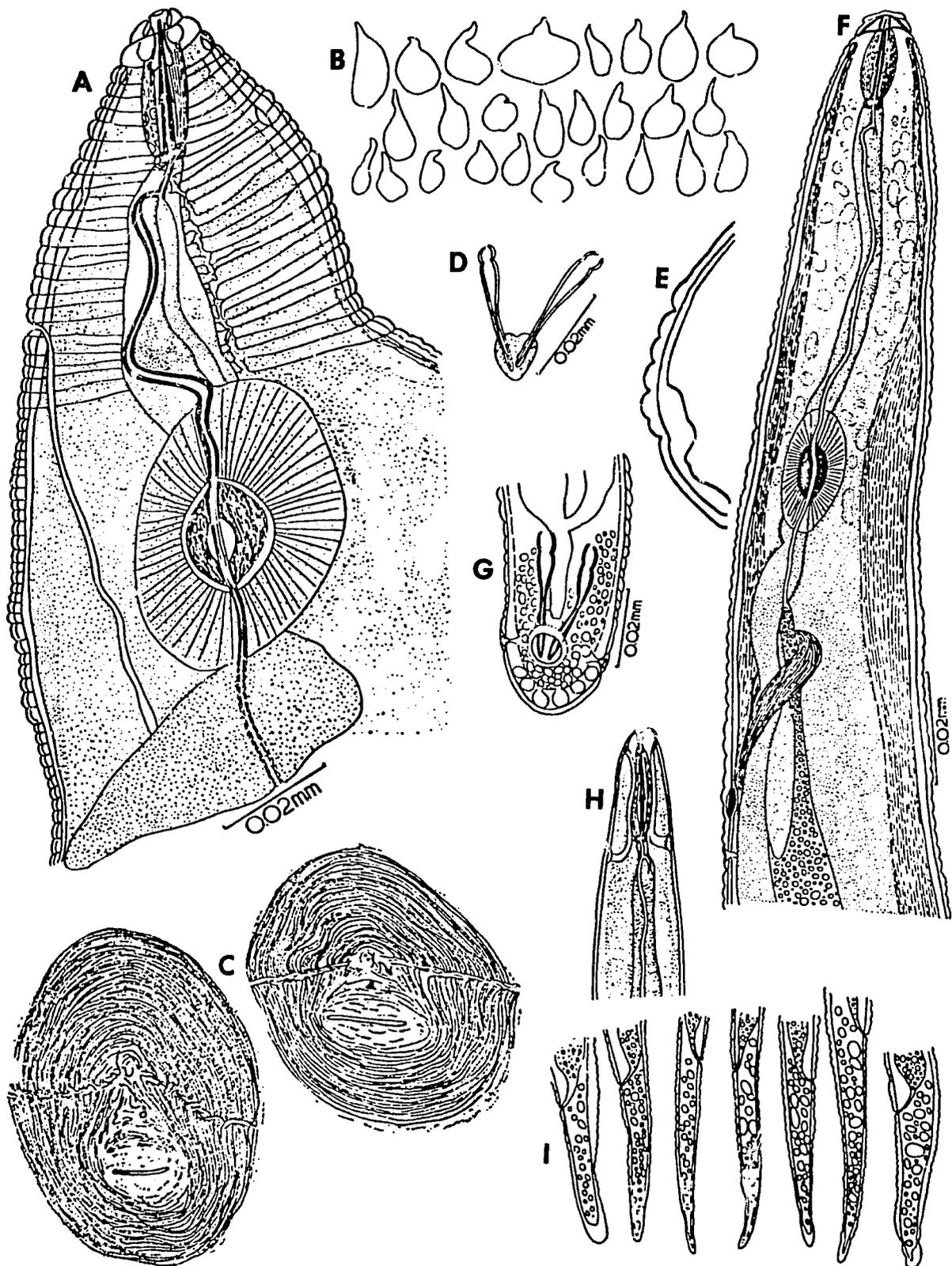


Figura 9.30. *Meloidogyne lucknowica*. A: Parte anterior de la hembra. B: Formas del cuerpo de la hembra. C: Patrones perineales. D-G: Macho, espículas y gobernáculo de forma acorazonada, sección transversal de un campo lateral mostrando seis líneas laterales, parte anterior y posterior mostrando espículas de longitud diferente. H, I: Parte anterior de la larva y formas que toma la cola de la larva. Singh, 1969.

## CONTROL INTEGRADO DE ESPECIES DE *MELOIDOGYNE*

### I. INTRODUCCION

El objetivo básico en el control de las especies de *Meloidogyne* es económico: incrementar la calidad y cantidad de las cosechas que se producen. Los procedimientos siempre implican reducir la población de nematodos o hacerla menos infectiva de lo que podría ser. Generalmente, la población de nematodos está en el suelo, pero puede estar también en material de propagación de plantas (plántulas para trasplantes, tubérculos, bulbos, rizomas) o en las raíces de plantas en crecimiento.

Como el objetivo es económico, hay que realizar cuidadosos cálculos para estar seguros de que los gastos, incluyendo dinero, mano de obra y pérdida de ingresos debido a los cambios en las prácticas agrícolas usuales, no excedan el probable valor de los beneficios. Debido a los riesgos agrícolas tales como clima desfavorable, enfermedades, pestes o un mercado pobre, los beneficios esperados deben superar a los gastos en por lo menos una relación de tres a uno y preferiblemente más.

### II. PRINCIPIOS GENERALES PARA EL CONTROL DE ESPECIES DE *MELOIDOGYNE*

#### A. Suelo

Antes de sembrar un cultivo susceptible a *Meloidogyne* spp., la población de huevos y larvas infectivas en el suelo debe ser reducida tanto como sea económicamente posible. La infectividad de las poblaciones en el suelo puede ser reducida por el empleo de nematicidas, tal como se discute en el Capítulo 11; por rotación de cultivos, y algunas veces por métodos especiales tales como inundación o desecamiento del suelo por barbechos repetidos durante las estaciones secas.

#### 1. Rotación de Cultivos

Las especies de *Meloidogyne* son parásitos obligados y especializados. La movilidad es limitada a distancias cortas; sólo una pequeña proporción puede moverse a más de 50 centímetros del lugar donde eclosiona. El movimiento de las larvas a través del suelo es difícil y los movimientos son al azar hasta que se encuentran a pocos centímetros de una raíz. Las larvas eclosionan con una limitada fuente de energía alimenticia y no pueden infectar las plantas cuando ella es consumida durante la búsqueda de una raíz en la que puedan alimentarse

y reproducirse (Wallace, 1973). Una población de *Meloidogyne* en un campo que no tiene plantas hospederas se tornará no infectiva y tarde o temprano morirá por falta de alimentos.

En una rotación de cultivos para el control de *Meloidogyne* spp., los cultivos susceptibles son rotados con cultivos inmunes o resistentes. Generalmente el cultivo susceptible es económicamente más rentable que los de rotación. Por ejemplo, el tomate es un cultivo rentable, pero susceptible a todas las especies más comunes de *Meloidogyne*. Después de que un cultivo de tomate es cosechado, la población del nematodo del nódulo en el suelo es alta. Un segundo cultivo de tomate sería severamente dañado. Si la especie de nematodo presente no es *M. hapla* o la Raza 1 de *M. arenaria*, un cultivo de tomate podría ser seguido por uno de maní, sin ningún riesgo de daño para este último. Mientras el maní está creciendo, los nematodos no pueden reproducirse. En cambio, muchas larvas en el suelo morirán o no serán infectivas debido a la falta de alimentos y al ataque de predadores, hongos y enfermedades. Si la población se reduce adecuadamente, un nuevo cultivo de tomate sin daños severos podrá ser posible.

En un campo infestado con razas 1 ó 2 de *M. incognita*, *M. arenaria*, *M. javanica* o *M. hapla*, el algodón puede ser usado como un cultivo de rotación resistente a nematodos. Muchas otras combinaciones de cultivo podrían ser también utilizadas. El primer y más importante requisito es que los cultivos en rotación sean inmunes o altamente resistentes a las especies y razas presentes de *Meloidogyne*. El segundo requisito es el control de malezas. Las especies de *Meloidogyne* pueden reproducirse en numerosas malezas cuya presencia en el campo es un riesgo para el éxito de una rotación.

Una rotación para el control de *Meloidogyne* spp. debería ser planeada de tal forma que la población de nematodos esté a su más baja densidad cuando sea sembrado el cultivo principal o más rentable y susceptible. Este cultivo crece bien porque no es altamente atacado al inicio de su desarrollo. Pero al final de su desarrollo, la población de nematodos se habrá incrementado a través de varias generaciones. La población es nuevamente reducida por la siembra de un cultivo inmune o altamente resistente. Con una buena selección de cultivos de rotación resistentes y un buen control de malezas, la reducción será suficiente para que el cultivo susceptible y rentable pueda ser sembrado en la siguiente campaña.

Los cultivos de rotación inmunes o altamente resistentes podrían ser inmunes naturalmente. Por

ejemplo, el maní es inmune a todas las razas conocidas de *M. incognita*, *M. javanica* y a la Raza 2 de *M. arenaria*, pero no a *M. hapla*. El algodón es altamente resistente a todos los nematodos del nódulo más comunes, excepto las razas 3 y 4 de *M. incognita*.

Las variedades de plantas cultivadas pueden también ser inmunes o resistentes, seleccionadas o desarrolladas para resistencia por mejoradores de plantas. En las Tablas 7.1 y 7.2 se presentan listas de cultivares identificados como resistentes. Estas listas deben ser usadas con mucho cuidado. La identificación de razas de *M. incognita* y *M. arenaria* (Capítulo 5) introduce un concepto diferente de resistencia. Algunos cultivares identificados como resistentes a estas especies podrían ser no resistentes a todas las razas. Por otro lado, cultivares listados como no resistentes, en efecto, podrían ser resistentes a una o más de las razas.

La selección de plantas inmunes o resistentes para su uso en rotación considera no sólo su efecto en la población de nematodos, sino también las ventajas y desventajas agronómicas y económicas. Muchos de los factores que deben ser considerados podrían ser desconocidos en las regiones donde están trabajando los cooperadores del Proyecto Internacional de *Meloidogyne*. Los cooperadores pueden hacer importantes contribuciones por experimentos con rotación de cultivos. Hay muchas variaciones e interrogaciones que pueden ser sólo contestadas por experimentos de campo con cultivos vendibles en los mercados locales. La información de estos experimentos debería incluir estimaciones de las poblaciones de *Meloidogyne*, rendimiento y datos económicos.

En la gran mayoría de rotaciones para control de las especies de *Meloidogyne*, la siembra de los cultivos más rentables es posible en años alternados, o cada tercer año. Las rotaciones más prolongadas no tienen ventaja alguna.

## 2. Efectos de la Rotación de Cultivos en el Rendimiento

Experimentos en la Florida (Estados Unidos) resultaron en la reducción de poblaciones de *M. incognita*, *M. javanica* y del nematodo picador (*Belonolaimus longicaudatus*) después del cultivo del falso añil (*Indigofera hirsuta*). Habas cultivadas en esas mismas parcelas tuvieron un rendimiento promedio de 8 923 kg/ha comparado con 3 387 kg/ha al ser cultivadas después de sorgo (*Sorghum bicolor*) y 5 592 kg/ha después de cáñamo (*Sesbania macrocarpa*). En otro experimento, el rendimiento de pepinillo promedió 27 187 kg/ha al ser cultivado después del falso añil comparado con 1 585 kg/ha después de sorgo y 1 220 kg/ha después de cáñamo (Rhoades, 1976).

En suelos de la Florida (Estados Unidos) infestados con *M. incognita* y el nematodo del quiste de la soya, *Heterodera glycines*, una rotación con maíz (*Zea mays*) y un cultivar de soya, Hampton (resistente a *M. incognita*), no incrementó el rendimiento del cultivar de soya Pickett más allá de un promedio de 53% de los rendimientos en parcelas experimentales vecinas. Esto fue debido a la presencia de *H. glycines* e ilustra la dificultad del control de dos especies de nematodos por rotaciones.

## B. Métodos Especiales para el Control de Especies de *Meloidogyne*

### 1. Inundación

Donde el agua es abundante y los campos nivelados es posible algunas veces el control de especies de *Meloidogyne* por inundación de la tierra a una profundidad de 10 centímetros o más por varios meses. La inundación no necesariamente mata los huevos y larvas del nematodo del nódulo por asfixia, sin embargo inhibe la infección y reproducción del nematodo sobre cualquier planta que crece mientras el campo esté inundado. Los experimentos de inundación son mejor evaluados por medio de la estimación de los rendimientos del cultivo siguiente y no por la sobrevivencia de las larvas. Las larvas podrían sobrevivir la inundación pero no ser infectivas.

### 2. Deseccación

En algunos climas las poblaciones de *Meloidogyne* de los campos pueden ser reducidas por barbechos a intervalos de 2 a 4 semanas durante la estación seca. Esto expone los huevos y larvas a la desecación y mueren muchos en las capas superficiales del suelo. Esto podría ser suficiente para incrementar significativamente el rendimiento de un cultivo susceptible posterior.

### 3. Plantas antagónicas

Como se ha discutido previamente, las larvas de las especies de *Meloidogyne* que penetran en las raíces de ciertas plantas inmunes mueren en unos pocos días. Esto sugiere que el uso de tales plantas antagónicas en rotaciones debería ser más efectivo que el de aquellas plantas que no matan las larvas. Entre las plantas que han sido probadas están: *Tagetes* spp. (chinche), *Chrysanthemum* spp., y *Ricinus communis* (ricino).

Estas plantas antagónicas fueron comparadas con descanso del suelo en pruebas de invernadero para el control de *M. incognita*. Los índices de nodulación (escala de 0 a 5) en pruebas de bioen-

sayo con plantas después de 90 días fueron: chinche, 1,0; ricino, 1,9; crisantemo, 0,5 y suelo en descanso, 0,4. Cuando fueron sembradas plantas de tomate con plantas antagónicas, el promedio del índice de agallamiento se incrementó a 3,4. Ha sido demostrado que todas estas plantas empleadas contienen toxinas que pueden matar a los nematodos. En este experimento, todas fueron resistentes a *M. incognita*, pero no fueron más efectivas que el descanso en reducir la población en 90 días.

No ha sido encontrada ninguna evidencia de que el chinche, crisantemo o ricino maten los nematodos; varias poblaciones en plantas de tomate sembradas con plantas antagónicas no fueron diferentes de las poblaciones en tomate sembradas solas (Hackney y Dickerson, 1975).

Belcher y Hussey (1977) en su revisión de literatura previa indicaron que el efecto de las especies de *Tagetes* (chinche) sobre las poblaciones de *Meloidogyne* es muy variable, dependiendo de la combinación de especies y posiblemente del cultivar de *Tagetes* y de las especies y posibles razas de *Meloidogyne*. Sus propios experimentos indicaron que la reducción de poblaciones de *M. incognita* por *T. patula* fue principalmente debido a un antagonismo o efecto de cultivo trampa. Larvas del segundo estadio penetraron en las raíces pero no

hubo formación de "células gigantes" y una reacción necrótica de hipersensibilidad. En 12 semanas, las poblaciones en bandejas en un invernadero fueron reducidas en 97% por *Tagetes*, pero sólo en 70% por maní (*Arachis hypogaea*) el cual es también una planta no hospedera.

### C. Material de Propagación

Las especies de *Meloidogyne* no son encontradas en semilla sexual; pueden ser encontradas en tubérculos-semillas, en material de propagación vegetativo como rizomas, bulbos o raíces. Es posible matar los nematodos en algunos materiales de propagación con el empleo de químicos (Cuadro 10.1) o con el tratamiento con agua caliente (Cuadro 10.2). Ambos métodos deben ser usados con mucho cuidado ya que un exceso en el calor o en la exposición a los químicos puede dañar el crecimiento. A menudo es mejor y más seguro descartar el material infectado en lugar de utilizar el calor o químicos.

Para trasplantes se debería utilizar únicamente plántulas procedentes de camas de almácigo libres de nematodos. Cualquiera de los nematicidas listados en la Tabla 11.1 puede ser usado en almácigos con buenos resultados, sin embargo hay

Cuadro 10.1. Control de especies de *Meloidogyne* por inmersión de material vegetal de propagación en nematicidas.

Planta	Especies de <i>Meloidogyne</i>	Nombre común y de fabricación del nematicida	Concentración en partes por millón y porcentaje de ingrediente activo	Tiempo de inmersión	Referencia
<i>Actinidia chinensis</i> (Carambolero)	<i>M. hapla</i>	ethoprop (MOCAP)	1000 ppm 0,1%	60 min	Dale y van der Mespel 1972
<i>Cornus florida</i> (plántulas del dulce-amargo)	<i>M. incognita</i>	fensulfothion (DASANIT)	1000 ppm 0,1%	15 min	Johnson, y otros, 1970
<i>Gladiolus</i> sp. (rizomas de gladiolos)	<i>M. incognita</i>	fensulfothion (DASANIT)	600 ppm 0,06%	15 min	Overman, 1969
		ethoprop (MOCAP)	900 ppm 0,09%	15 min	
<i>Prunus persica</i> (raíces de melocotonero)	<i>M. incognita</i>	fensulfothion (DASANIT)	1000 ppm 0,1%	30 min	Ponchillia, 1973
<i>Rosa</i> sp. (raíces de rosal)	<i>M. hapla</i>	ethoprop (MOCAP)	1000 ppm 0,1%	30 min	Dale, 1973
		fenamifos (NEMACUR)	1000 ppm 0,01%	30 min	

Cuadro 10.2. Tratamientos con agua caliente para el control del nematodo del nudo<sup>1</sup> en material vegetal de propagación<sup>2</sup>. Temperaturas y tiempos de inmersión sugeridos.<sup>3</sup>

Material de propagación	Temp. °C	Tiempo min.	Referencia
Tubérculos de <i>Begonia</i>	48	30	Gillard, 1961
	45	60	Ibid.
Tubérculos de <i>Caladium</i>	50	30	Rhoades, 1964, 1970
<i>Dioscorea</i> spp. (tubérculos de ñame)	51	30	Hawley, 1956
<i>Fragaria chiloensis</i> (enraizados de fresa)	52,8	5	Coheen y McGrew, 1954
<i>Humulus lupulus</i> (rizomas de lúpulo)	51,7	5	Maggenti, 1962 Maggenti y Hart, 1963
<i>Ipomoea batatas</i> (camote)	46,8	65	Anon., 1968
	50	3-5	Martin, 1970
<i>Prunus avium</i> (enraizados de cerezo)	50-51,1	5-10	Nyland, 1955
<i>Prunus persica</i> (enraizados de melocotón)	50-51,1	5-10	Nyland, 1955
<i>Rosa</i> sp. (raíces de rosal)	45,5	60	Martin, 1968
<i>Solanum tuberosum</i> (tubérculos de papa)	46-47,5	120	Martin, 1968
<i>Vitis vinifera</i> (enraizados de vid)	51,7	5	Meagher, 1960 (preferido)
	57,2	2	Ibid.
	47,8	30	Lear y Lider, 1959
	50	10	Ibid.
	51,7	5	Ibid.
	52,8	3	Ibid.
	52	5	Moller y Fisher, 1961
<i>Zingiber officinale</i> (rizomas de jengibre)	45-55	10-50	Colbran y Davis, 1969

1. Cualquier especie de *Meloidogyne*.
2. En cualquiera de los tratamientos con agua caliente, la combinación de temperatura y tiempo que controla a los nematodos podría también dañar el material de propagación. Para evitar el daño es necesario un cuidadoso control de la temperatura. El material de propagación en letargo o latencia tiene menos probabilidades de ser dañado.
3. Antes de usar cualquiera de los tratamientos en cantidades grandes de material valioso se debería primero probar en pequeña escala con observaciones muy cuidadosas del daño que pueda sufrir el material tratado. Las diferencias de los cultivos en cuanto a su tolerancia al calor son siempre posibles.

algunas ventajas con el empleo de fumigantes que contengan bromuro de metilo (BrM). Aplicado a camas de almácigo en dosis aproximada de 453 gramos por cada 8,4 m<sup>2</sup>, el bromuro de metilo mata los nematodos parásitos de plantas, insectos del suelo, bacterias, hongos y la mayoría de semillas de malezas. El tratamiento es más caro que usar otros nematicidas, pero produce plántulas limpias y sanas y, además, elimina la deshierba manual de los almácigos.

Si las plántulas para trasplante son obtenidas de cultivadores comerciales, deben ser examinadas para detectar síntomas del nematodo del nódulo antes de ser compradas. Cuando se obtiene en vivos material de propagación de plantas perennes, éste debe ser examinado aun más cuidadosamente en cuanto a la evidencia de daño por nematodos.

### III. PROGRAMAS INTEGRADOS PARA EL CONTROL DE NEMATODOS

#### A. Cultivos Anuales

Los principales cultivos de Carolina del Norte son tabaco, maíz, maní, soya y algodón. El tabaco tiene el valor más alto, promediando más de US\$6 000 por hectárea. El Servicio de Investigación y Extensión de la Universidad del Estado de Carolina del Norte ha desarrollado un programa integrado muy avanzado para el control de nematodos fitoparásitos, enfermedades y pestes del tabaco.

Los principios y procedimientos usados en el desarrollo de este programa son también apropiados para el control de *Meloidogyne* en otros lugares y para otros cultivos anuales:

1) El primer paso fue un muestreo para determinar la distribución de las especies de *Meloidogyne* en el Estado. Se encontró que *M. incognita* estaba prácticamente en todos los campos de tabaco, y que *M. hapla*, *M. arenaria* y *M. javanica* eran menos comunes.

2) Fueron conducidos varios ensayos de campo con cultivares de los principales cultivos del estado para determinar su resistencia a las cuatro especies de *Meloidogyne* antes mencionadas. Una parte importante fueron los experimentos de rotación para determinar el efecto de cultivares resistentes sobre las poblaciones de *Meloidogyne*.

3) Fue iniciado un programa de fito-mejoramiento para el desarrollo de cultivares de tabaco resistentes a la Raza 1 de *M. incognita* y a las enfermedades de la pierna negra, moteado marrón del tabaco, fusariosis y marchitez de Granville. Este programa está aún en progreso.

4) Fueron desarrollados procedimientos en almácigos de tabaco para reducir la ocurrencia del nematodo del nódulo y otras enfermedades del suelo, tales como el moteado marrón del tabaco.

5) Fueron delineados esquemas de cultivo para incluir tabaco tan a menudo como fuera posible.

6) Fueron realizados ensayos extensivos con todos los nematocidas disponibles en combinación con rotaciones, cultivares resistentes, y prácticas sanitarias para obtener un máximo beneficio.

7) Se organizó un servicio para la identificación de *Meloidogyne* y otros nematodos fitoparásitos en muestras de suelo de predios agrícolas.

8) A través de todo el Programa, el Servicio de Extensión preparó la máxima publicidad posible remarcando sus ventajas y beneficios. Fueron conducidos ensayos de campo en cooperación con agricultores en varias partes del Estado, y agricultores de la vecindad fueron invitados a "días de campo" para ver los resultados.

9) Este programa ha sido de gran valor para Carolina del Norte. En campos problemáticos, donde, sin control, el promedio anual de ingresos es de US\$1 047/ha; 1) los procedimientos sanitarios, como aradura de raíces de tabaco al final de la estación, incrementaron ese valor en US\$711; 2) la rotación con cultivos resistentes lo incrementó en US\$1 104; 3) el uso de variedades resistentes de tabaco, en US\$939; y 4) los químicos aplicados al suelo (nematocidas combinados con insecticidas) agregaron otros US\$1 378. El incremento total fue de US\$4 132/ha, y el ingreso total es US\$5 179, casi cinco veces el ingreso sin control.

Los siguientes aspectos del programa de Carolina del Norte para el control de nematodos en tabaco deberían ser destacados:

1) Debe ser identificada la principal especie de nematodo y las razas presentes.

2) Todos los cultivares disponibles de cultivos localmente sembrados deberían ser probados para medir la reproducción de las especies y razas durante la campaña agrícola en el campo.

3) De ser posible, debe iniciarse un programa de mejoramiento para cultivares resistentes al nematodo del nódulo del cultivo más importante y rentable.

4) Si alguno de los cultivos es trasplantado, se necesitarán experimentos con nematocidas en almácigos.

5) Usando la información y experiencia obtenidas mediante experimentos de campo, debería desarrollarse un programa integrado de control de nematodos. Este podría incluir rotaciones, nematocidas, cultivares resistentes, prácticas de manejo de suelo y procedimientos de comercialización, y debería estar orientado hacia un máximo beneficio para los agricultores.

6) El programa requiere la participación de investigadores, agentes de extensión, agricultores, especialistas en mercadeo y administradores. Una parte muy importante de este programa es el desarrollo del interés de aquellos que pueden contribuir.

## B. Cultivos Perennes

### 1. Suelo

El control de especies de *Meloidogyne* en suelos para plantas perennes en huertos, viñedos, plantaciones (banano, café, té, caña de azúcar) es más difícil que el control para cultivos anuales. La diferencia principal es la profundidad del tratamiento con nematocidas, especialmente cuando se resiembra donde estuvo antes el mismo cultivo. Se utilizan más nematocidas y diferentes métodos de aplicación (Taylor y Sasser, 1978).

### 2. Material de Propagación

Las plántulas de cultivos perennes son generalmente obtenidas en almácigos comerciales. Antes de comprar, los sistemas radiculares deben ser cuidadosamente examinados para ver que no haya nódulos causados por especies de *Meloidogyne* ni lesiones causadas por especies de *Pratylenchus*. Si cualquiera de ellos es encontrado, el material de propagación no debe ser comprado. Si los nódulos o las lesiones son encontrados después de la compra, las raíces deben ser tratadas con nematocidas (Cuadro 10.1) o con agua caliente (Cuadro 10.2). De haber disponibilidad de material de propagación inmune o resistente al nematodo del nódulo, debería ser siempre usado.

Hasta la fecha no hay control químico para las especies de *Meloidogyne* en raíces de cultivos perennes que hayan sido plantados y que ya estén

establecidos. Eventualmente el problema podría ser resuelto por el empleo de nematocidas sistémicos.

Un cuidado especial, tal como irrigaciones ligeras frecuentes y aplicación de fertilizantes, podría ayudar a mantener el desarrollo y retardar la declinación de los cultivos perennes infectados por el nematodo del nódulo. Los cultivos de cobertura inmunes retardarán la declinación. Cultivos de cobertura susceptibles a la misma especie de *Meloidogyne* infectando los perennes causará un incremento en el daño.

#### IV. CONTROL BIOLÓGICO

##### A. Revisiones

Sayre (1971) y Webster (1972) han revisado la literatura sobre control biológico de nematodos fitoparásitos. Ambos autores discuten varios organismos del suelo antagónicos a los nematodos.

La lista de predadores incluye hongos, nematodos, turbelarias, enquistados, insectos y ácaros. La de parásitos incluye virus, protozoarios, bacterias y hongos.

##### B. Hongos Predadores y Endozoicos

Dos tipos de hongos matan nematodos: atrapadores de nematodos y parásitos endozoicos. Los hongos atrapadores capturan a los nematodos por medio de redes adhesivas, nudos adhesivos adheridos a las redes de hifas por ramas laterales cortas, y anillos hifales — algunos de los que se contraen para capturar los nematodos que tratan de pasar a través de ellos. Entre los géneros de hongos, algunos de los más conocidos son *Arthrobotrys*, que tiene anillos contráctiles y redes adhesivas, y *Dactylella*, que son nudos y argollas adhesivas. Los hongos atrapadores de nematodos aparentemente producen una toxina que mata el nematodo. El hongo luego invade el cuerpo del nematodo.

Los hongos parásitos endozoicos que infectan las especies de *Meloidogyne* y otros nematodos fitoparásitos tienen esporas que se adhieren a la cutícula y germinan, formando tubos que penetran dentro del cuerpo. Un ejemplo común es *Catenaria anguillulae*.

Atrapadores de nematodos y hongos parásitos de nematodos son comunes y quizás numerosos en muchos suelos agrícolas. Su influencia sobre las poblaciones de nematodos fitoparásitos bajo condiciones naturales es muy difícil de medir. Generalmente, la única indicación es un pequeño porcentaje de individuos recientemente muertos o aún no muertos en muestras de suelo procesadas por técnicas de flotación y centrifugación. Aquellos que se ven son sólo una pequeña proporción de

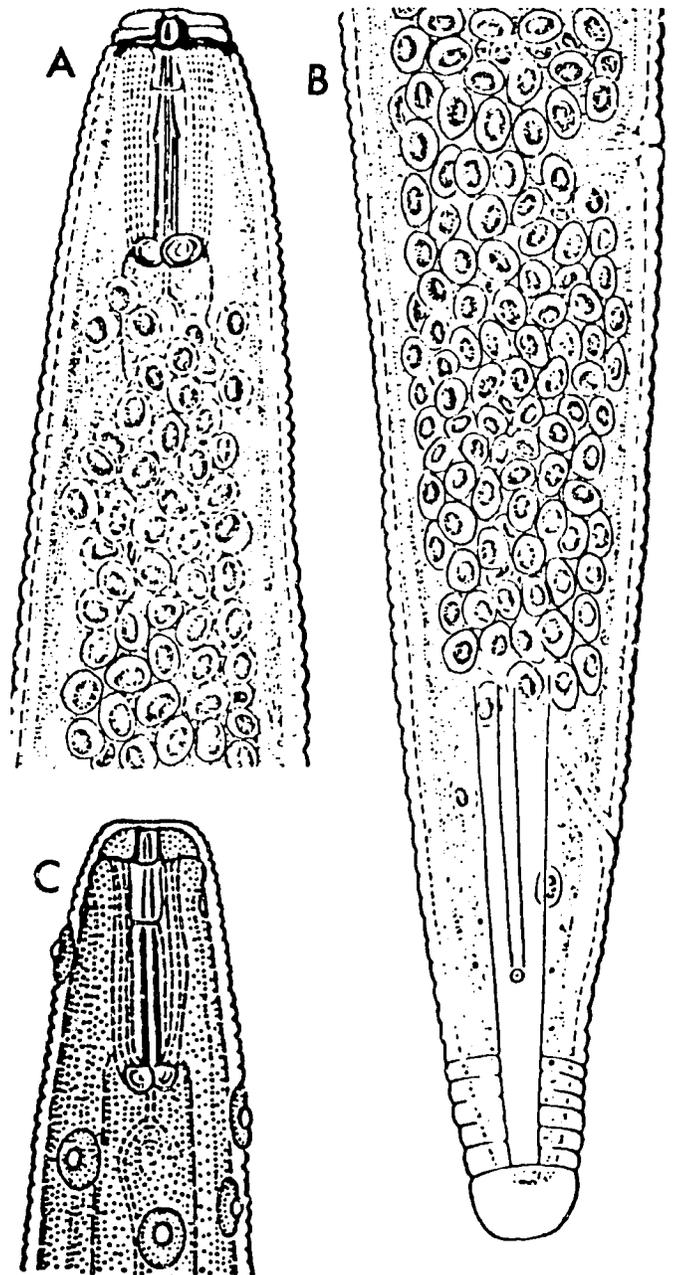


Figura 10.1. *Duboscqia penetrans*. A, B: En *Pratylenchus pratensis*. Thorne, 1940. C: Sobre la cutícula de *Rado-pholus gracilis*. Thorne, 1961.

los afectados; los nematodos muertos uno o dos días previamente ya se han desintegrado.

Han sido realizados numerosos intentos de usar hongos para el control biológico de nematodos fitoparásitos. Estos intentos rara vez han sido exitosos si sólo un cultivo de hongo fue añadido al suelo. Si se incorporan al suelo grandes cantidades (10 a 150 toneladas por hectárea) de materia orgánica, los resultados son mejores. La materia orgánica puede cambiar el ambiente del suelo en tal forma que estimule a los hongos; la materia orgánica en descomposición puede producir sustancias

directamente tóxicas a los nematodos, o la abundancia de materia orgánica puede causar un gran incremento en la población de nematodos de vida libre que se están alimentando de bacterias seguido por un incremento de enemigos de nematodos que atacan tanto a los nematodos de vida libre como a las especies parásitas.

Como a menudo los hongos están presentes en los suelos, es lógico adicionar la materia orgánica sin el cultivo de hongos. Esto es económico en pequeñas y valiosas parcelas. A nivel de campos, otras medidas de control son menos caras que el obtener grandes cantidades de materia orgánica y distribuirlas sobre el suelo (Webster, 1972).

Un factor importante que rara vez es considerado en control biológico, es el enorme potencial de reproducción de las especies de *Meloidogyne*. En un experimento de invernadero, las poblaciones larvales de *M. arenaria* en trébol rojo se incrementaron de 100 a 180 000 por maceta en 15 semanas. Este número es bastante consistente con un incremento de 12X en tres generaciones. Las hembras de *Meloidogyne* raramente producen menos de 500 huevos; un incremento de 12X puede ocurrir si aproximadamente solo 2,5% de las larvas vivas se reproducen (Chapman, 1963).

#### C. Nematodos Predadores

Se posee información sobre nematodos predadores atacando a otros nematodos en los géneros *Mononchus*, *Mononchoides*, *Butlerius*, *Anatonchus*, *Diplogaster*, *Tripyla*, *Seinura*, *Dorylaimus* y *Discolaimus*. Aquellos que han sido observados en el laboratorio han matado muchos nematodos en un día.

#### D. Artrópodos Predadores

Tardígrados, colémbolas y ácaros han sido observados alimentándose de nematodos en el laboratorio.

#### E. Gusanos Predadores

Un "tubellarion" (pequeño gusano plano) se alimenta de nematodos y otros animales microscópicos. También hay informes de que los "Enchytraeids" se alimentan de nematodos, pero no hay mucha evidencia de que se alimenten de parásitos de plantas.

#### F. Protozoarios Parásitos

El protozoario parásito de nematodos más conocido es *Duboscqia*\* *penetrans* Thorne, 1940 (Figura 10.1). Se creyó que era un protozoario pero fue redescrito como *Bacillus penetrans* por Mankau (1975). El ciclo de vida fue descrito por Mankau e Imbriani (1975). Las esporas en forma de cúpula son a menudo vistas sobre larvas de *Meloidogyne*, y también a veces son encontradas hembras que contienen grandes números de esporas. Otro parásito muy similar se muestra en la Figura 8.12, R.

#### V. OTROS METODOS DE CONTROL

##### A. Cuarentenas

Los métodos en gran escala para el control de especies de *Meloidogyne* por cuarentena para prevenir la entrada de material vegetal infectado son efectivos únicamente si hay una organización eficiente para inspección e identificación. Las cuarentenas que regulan la siembra de cultivos altamente susceptibles en campos infectados son más efectivas, pero solamente si la especie aún no se ha diseminado a toda su área potencial de distribución. Las campañas de erradicación son muy costosas y a menudo fallan (Oostenbrink, 1972).

##### B. Electricidad

Han sido realizados varios intentos con electricidad para matar larvas de *Meloidogyne* en el suelo. Siguiendo aparentes resultados exitosos, una serie de experimentos en Rodesia puso en claro que la fuerza requerida para controlar los nematodos en el suelo estaba muy por encima de las capacidades de un equipo agrícola (Stokes y Martin, 1954).

Con energía electromagnética de frecuencia ultralta (FUA) se mató *Rotylenchulus reniformis* en los 10 cm superiores del suelo pero no tuvo efecto a 15 cm. La muerte fue debida aparentemente al calentamiento del suelo (Heald y Wayland, 1975).

\* Incorrectamente escrito como "Duboscquia" en la literatura nematológica incluyendo "Principios de Nematología" por Thorne (1961). "Duboscqia" como en la descripción original de la especie (Thorne, 1940) es correcto y debe ser usado en concordancia con el Artículo 32(a) del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. La palabra es derivada del nombre personal Duboscq, al que se le añade el sufijo -ia como se recomienda en el Apéndice D, Sección VI, 37 del Código.

## NEMATICIDAS

## I. INTRODUCCION

Los nematicidas\* son químicos usados para el control de nematodos parásitos de las plantas. El uso extenso de los nematicidas comenzó en 1950 y ha aumentado hasta ser un negocio que representa aproximadamente US \$100 000 000 anuales. El Cuadro 11.1 muestra todos los nematicidas comúnmente disponibles.

Los agricultores usan nematicidas para aumentar el valor de la cosecha por hectárea, es decir, para aumentar las ganancias. El aumento en el valor de la cosecha puede deberse a un rendimiento más alto; generalmente también hay un aumento en la calidad y un mayor porcentaje de la cosecha se puede vender (Figura 11.1). Los nematodos mueren durante el proceso, pero no siempre es inmediata su muerte. El efecto en el cultivo es similar con sólo hacerlos no infectivos.

El uso principal de los nematicidas es controlar las poblaciones de nematodos en el suelo antes de la siembra de los cultivos anuales. La aplicación de nematicidas al suelo es conocida como "tratamiento del suelo", y suelo "tratado" es generalmente comparado con suelo sin tratamiento. Algunos nematicidas también son usados para matar nematodos que infectan el material de propagación.

\* También conocidos como nematocidas. Nematicida es un sinónimo muy raramente empleado.

## A. El Aspecto Económico de los Nematicidas

Los nematicidas son relativamente caros, y su aplicación requiere equipo especializado y personal. Muy temprano en el desarrollo de los mercados de nematicidas se puso en evidencia que no era posible matar todos los nematodos en el suelo de las fincas de los agricultores y tratar de aumentar la dosis del tratamiento por hectárea no era un uso eficiente de los nematicidas ni del dinero del agricultor. Las cantidades recomendadas ahora para tratamiento son calculadas para producir el mayor aumento posible en dinero en el valor del cultivo (cantidad y calidad) por cada unidad monetaria invertida en nematicidas. Cuando los agricultores usan nematicidas, ellos esperan un aumento en el valor de la cosecha de por lo menos tres a cuatro veces lo invertido.

## B. Fumigantes del Suelo

Los nematicidas más antiguos son líquidos que se inyectan directamente bajo la superficie del suelo, donde se evaporan para producir gases que matan a los nematodos. Se conocen como "fumigantes de suelo". Los gases de los fumigantes se esparcen en el suelo, son disueltos por el agua y penetran por la cutícula en el cuerpo del nematodo.

Cuadro 11.1. Nematicidas disponibles en los mercados mundiales\*.

Nombre común	Nombre comercial, y fabricante	Nombre químico	Formulación y clasificación
Aldicarb	(TEMIK) Union Carbide Corp.	2-metil-2-(metiltio propio ldehído 0-(metilcarbamoil) oxima	nematicida/insecticida granulado
Carbofuran	(FURADAN) Niagara Chem. Div., FMC Corp.	2,3-dihidro-2,2-dimetil-7-benzofuranil metilcarbamato	nematicida/insecticida granulado y mojabie
Chloropicrin	Great Lakes Chem. Corp.	tricloronitrometano	nematicida/insecticida líquido fumigante
DBCP*	(FUMAZONE) Dow Chem. Co. (NEMAGON) Shell Dev. Co.	1,2-dibromo-3-cloropropano	nematicida líquido emulsificable y no-emulsificable
1,3-D	(TELONE) Dow Chem. Co.	1,3-dicloropropeno e hidrocarburos relacionados	nematicida líquido fumigante
DD Mezcla	(DD) Shell Dev. Co. (VIDDEN-D) Dow Chem. Co.	1,3-dicloropropeno y 1,2-dicloropropano e hidrocarburos relacionados	nematicida líquido fumigante
EDB	(DOWFUME W-85) Dow Chem. Co.	dibromuro de etileno	nematicida líquido fumigante
Ethoprop	(MOCAP) Mobile Chem. Co.	0-etil S,S-dipropil fosforoditioato	nematicida/insecticida líquido granulado o emulsificable
Fenamiphos	(NEMACUR) Chemagro Agri. Div., MOBAY Chem. Co.	etil 4-(metiltio)-m-tolyl isopropil-fosforamidato	nematicida líquido granulado o emulsificable
Fensulfothion	(DASANIT) Chemagro Agri. Div., MOBAY Chem. Co.	0,0-dietil 0-[p-(metilsulfinil) fenil] fosforotioato	nematicida granulado
MBr	(DOWFUME MC-2) Dow Chem. Co.	bromuro de metilo	nematicida gas fumigante
Oxamyl	(VYDATE) E.I. duPont de Nemours y Co.	metil-N',N'-dimetil-N-[-metilcarbamoil) oxil]-1-tioxamidato	nematicida/insecticida líquido granulado o emulsificable

\* DBCP ha sido removido del mercado recientemente (1977) y se ha descontinuado su fabricación.

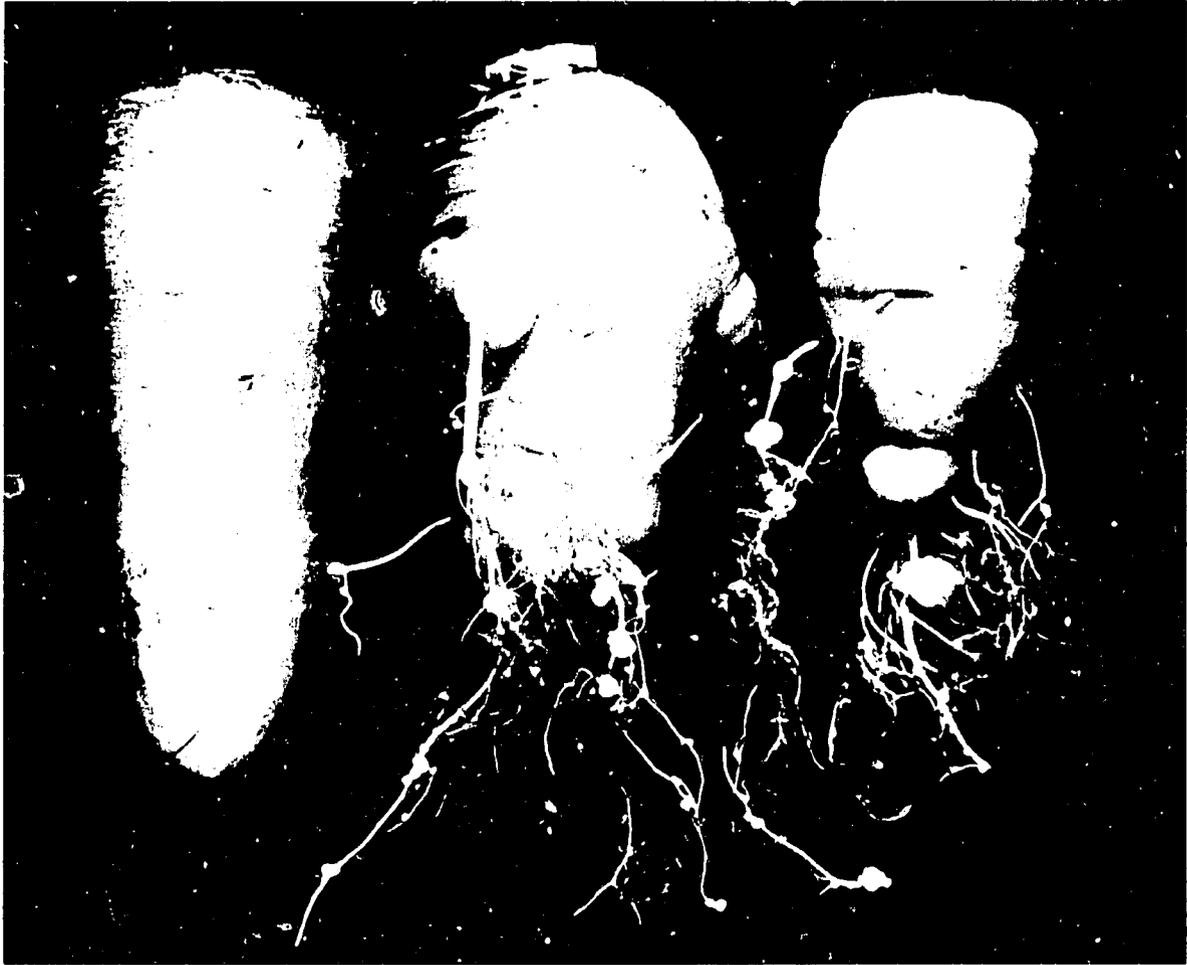


Figura 11.1. La zanahoria de la izquierda es comerciable, las dos de la derecha están deformadas y no son comerciables porque fueron infectadas en su etapa inicial de crecimiento por el nematodo del nódulo.

### C. No Fumigantes y Sistémicos

Los nematicidas más recientes son solubles en agua y son llamados nematicidas no fumigantes. Estos nematicidas son distribuidos a través del suelo por la percolación del agua y también entran al cuerpo del nematodo por la cutícula.

Los tipos más recientes de nematicidas son los sistémicos. Estos pueden ser absorbidos por las plantas a través de las raíces después de ser aplicados al suelo; o por el follaje después de una fumigación, y posteriormente transferidos a las raíces para matar a los nematodos que se estén alimentando de las plantas. Presumiblemente los nematodos ingieren el producto durante la alimentación, pero también podría entrar al cuerpo de los nematodos a través de la cutícula que está en contacto con el tejido de la planta.

### D. Fitotoxicidad y Especificidad

Algunos nematicidas son fitotóxicos cuando se aplican al suelo pero a los pocos días o semanas se

descomponen en compuestos no tóxicos. Estos son aplicados antes de la siembra (pre-siembra). Otros no son tóxicos y pueden ser aplicados al momento de la siembra o después (post-siembra). Algunos son especialmente fitotóxicos para ciertos cultivos, y muchos son recomendados para un uso limitado a ciertos cultivos.

Casi todos los nematicidas controlarán la mayoría de especies de nematodos fitoparásitos en el suelo, pero se ha informado que algunos son más efectivos contra nematodos de quiste del género *Heterodera*. Las especies de *Meloidogyne* mueren prontamente por acción de todos los nematicidas.

### E. Efecto de las Poblaciones de Nematodos

En campos agrícolas, la aplicación de nematicidas es seguida por una disminución de la infectividad de los nematodos en el suelo. Como esta situación no está necesariamente correlacionada con el número de larvas vivas de *Meloidogyne* en el suelo, es mejor medirla por medio de la infección compa-

## Cuadro 11.2. Dirección de fabricantes o proveedores de nematicidas.

Fabricantes o proveedores de nematicidas	Direcciones
Chemagro Agric. Div.	MOBAY Chemical Corp., P.O. Box 4913, Kansas City, MO 64120, USA
Dow Chemical Co.	Agricultural Dept., P.O. Box 1706, Midland, MI 48604, USA
Dow Chemical (Australia), Ltd.	P.O. Box 384, North Sydney, N.S.W. 2060, Australia
E.I. duPont de Nemours & Co.	Biochemicals Dept. New Prod. Dev., 1007 Market St., Wilmington, DE 19898, USA
E.I. duPont de Nemours & Co. (Australia), Ltd.	P.O. Box 930, North Sydney, N.S.W. 2060, Australia
DuPont do Brazil, S.A.	Rua da Consolacao, 57-60 andar, Sao Paulo, Brazil
DuPont of Canada, Ltd.	Montreal, Quebec, Canada
DuPont de Colombia, S.A.	P.O. Box 15024, Bogotá, Colombia
DuPont Philippines	P.O. Box 1718 MCC, Makati, Rizal, Philippines 31117
Great Lakes Chemical Corp.	Agr. Chem. Res. and Dev., P.O. Box 2200, West Lafayette, IN 47906, USA
Mobil Chemical Co.	Industrial Chemicals Div., 401E. Main St., Richmond, VA 23208, USA
Niagara Chemical Div.	FMC Corp., 100 Niagara St., Middleport, NY 14105, USA
Shell Development Co.	Biological Sciences Center, P.O. Box 4248, Modesto, CA 95352, USA
Shell Chemical (Australia) Pty. Ltd.	P.O. Box 1713P Melbourne, Victoria 3000, Australia
Shell Chemicals U.K. Ltd.	39-41 St. Mary's Street, Ely, Cambridgeshire, U.K.
Shell Oil (New Zealand)	P.O. Box 2091, Wellington, New Zealand
Union Carbide Corp.	Agricultural Products Div., P.O. Box 17610, Jacksonville, FL 32216
Union Carbide Australia, Ltd.	G.P.O. Box 5322, Sydney, N.S.W. 2001, Australia

rativa de plantas indicadoras de un suelo tratado y no tratado, luego de 3 a 6 semanas de la siembra.

Dependiendo de la temperatura del suelo, la población de larvas de *Meloidogyne* comenzará a incrementarse cuando los primeros huevos eclosionen 20 a 40 días después de la siembra, de ahí hacia adelante el incremento será rápido por aproximadamente 60 días (2 ó 3 generaciones), y continuará hasta que las raíces mueran después de la cosecha. Las especies de *Meloidogyne* se incrementan rápidamente en sistemas radiculares sanos de plantas tratadas con nematicidas y menos rápidamente en raíces dañadas de suelos no tratados. Si la infestación es alta, las raíces en suelos no tratados serán dañadas severamente al inicio de la estación, serán infectadas por bacterias y hongos, y se producirán pudriciones antes de la cosecha.

### F. Residuos

La mayoría de los nematicidas se descomponen en el suelo, dejando un residuo que no es tóxico a las plantas, o que no es tomado por las plantas en cantidades que puedan causar problemas. Una excepción es el bromuro que forma gran parte del dibromocloropropano (DBCP) y del dibromuro de etileno (EDB). El bromuro es tóxico para las cebollas, los ajos y unas cuantas especies más de plantas. Es rápidamente tomado por otras plantas y es detectable en la leche del ganado alimentado con heno de maní proveniente de campos tratados con DBCP o EDB.

## II. APLICACION DE NEMATICIDAS EN CAMPOS AGRICOLAS\*

### A. Tratamiento Total

Los nematicidas pueden ser aplicados a toda el área de un campo con la intención de controlar la mayoría de la población del suelo. Esto es una aplicación "total" o "sólida". Para este propósito, los fumigantes del suelo son usualmente inyectados en el suelo en líneas paralelas separadas 30 cm y a una profundidad de aproximadamente 20 cm. Los humos se difunden de estas líneas, y el control es uniforme a través de los 40 cm de la capa superior del suelo.

Los nematicidas líquidos no fumigantes pueden ser diluidos y aplicados uniformemente sobre la superficie del suelo.

Los nematicidas granulados no fumigantes son distribuidos uniformemente sobre la superficie del suelo. La eficiencia de los nematicidas no fumigantes se incrementa si éstos son bien mezclados con la capa superior de 10 a 20 cm del suelo.

### B. Tratamiento por Hileras

Si un cultivo tiene que ser sembrado en hileras a 60 cm o más entre ellas, el tratamiento por hileras puede usarse. Generalmente una o dos líneas de un nematicida fumigante, o una banda de un nemati-

\* Este tema fue revisado por J. M. Good (1969).

cida no fumigante de aproximadamente 25 a 30 cm de ancho es aplicado para cada hilera.

El área entre hileras se deja sin tratar. Sólo una pequeña proporción de las larvas en las áreas no tratadas migrará a infectar plántulas que recién emergen, o trasplantes en sus inicios de crecimiento, cuando ellos son más vulnerables. Para el tiempo cuando las raíces alcancen el área no tratada, las plantas están suficientemente grandes para escapar de un daño severo. Muchas hortalizas y cultivos de campo son tratados por el método de "hilera". Este requiere entre la cuarta parte y la mitad de la cantidad de nematicida requerido para una hectárea, reduce la mano de obra, y es a menudo una de las formas más eficientes de emplear nematicidas.

Para la siembra de frutales, nueces o vides, una faja de suelo de uno a tres metros de ancho es tratada por cada hilera.

### C. Tratamiento por Puntos

Si el cultivo está ampliamente espaciado en una hilera, una forma posible de hacer un gran ahorro de nematicida es el tratamiento por "puntos". Una inyección simple de un nematicida fumigante produce un punto o "mancha" de 30 a 40 cm de diámetro de suelo tratado, en el cual una planta puede crecer. Este método no es siempre el más económico; el nematicida debe ser aplicado con aplicadores de mano; esto requiere más mano de obra que el tratamiento de hileras con aplicadores mecanizados.

El tratamiento en el "sitio" o "lugar" es una variación del tratamiento por puntos y es usado para la siembra de plantas perennes. El lugar tratado varía en tamaño, desde un metro a tres metros de diámetro, de acuerdo con el tamaño de la planta que se desea sembrar.

## APENDICE 1

### IDENTIFICACION DE ESPECIES DE *MELOIDOGYNE*

#### I. PRUEBA DE HOSPEDEROS DIFERENCIALES DE CAROLINA DEL NORTE

##### A. Introducción

La Prueba de Hospederos Diferenciales de Carolina del Norte está designada para identificar las especies y razas de *Meloidogyne* más ampliamente distribuidas, llámense, *M. incognita* (4 razas), *M. arenaria* (2 razas), *M. javanica* y *M. hapla*. Esta puede ser empleada en muestreos con una prueba para cada nueva población encontrada, y es especialmente ventajosa para la identificación de poblaciones de nuevas localidades o nuevos hospederos en el territorio bajo muestreo.

##### B. Procedimiento

1. Coleccionar muestras de suelo de un campo infestado con *Meloidogyne*.

a) Si no hay plantas en crecimiento, las muestras deben tomarse de las hileras donde las plantas crecieron en la campaña anterior.

b) Si hay plantas creciendo, tomar muestras combinadas de suelo y de raíces con el mayor número de nódulos como posible.

c) Una muestra puede consistir únicamente en raíces con nódulos.

La muestra debe ser compuesta, por lo menos de 1 000 centímetros cúbicos de suelo o 500 gramos de raíces, de por lo menos cinco puntos del campo.

2. Dividir la muestra y usarla para inocular ocho o más macetas. Las macetas deben contener 1 000 cm<sup>3</sup> de suelo arenoso o suelo mezclado con arena (Nota: Utilizar bolsas plásticas o envases metálicos si no hay maceteros disponibles. Perforar agujeros para el drenaje). Trasplantar a las macetas plántulas de tomate libres de nematodos y mantener éstas en un invernadero, de estar disponible. O en países cálidos, colocados en espacios libres a la sombra, sobre mesas o tableros colocados a 20-30 cm de la superficie del suelo. (Las macetas colocadas sobre el suelo o superficies de plástico sobre el suelo frecuentemente son contaminados por nematodos del suelo). Regar las macetas diariamente y fertilizarlas ligeramente cada dos semanas con un fertilizante completo. Mantener separadamente las poblaciones en la mesa del invernadero o sobre tablas si están al aire libre. La contaminación entre poblaciones puede confundir la información, si diferentes especies de *Meloidogyne* están presentes. Después de un mínimo de 45 días, el inóculo estará listo para ser usado.

3. Para una prueba de hospederos, se necesitará un inóculo para 24 macetas. El mejor suelo es una mezcla de franco-arenoso con una cantidad igual de arena gruesa. Esta mezcla debe estar libre de nematodos fitoparásitos, particularmente de especies de *Meloidogyne*. Un suelo esterilizado con bromuro de metilo o con vapor puede ser empleado de acuerdo con su disponibilidad. Una forma de eliminar las especies de *Meloidogyne* es distribuir el suelo en una capa de 2 cm sobre un piso de concreto o sobre un plástico y exponerlo al sol hasta que seque.

4. Vaciar 6 de las macetas con el inóculo, cortar las raíces en trozos cortos y mezclar las raíces con el suelo. Dividir esta mezcla en 24 partes y usar una parte para inocular cada una de las 24 macetas con suelo libre de nematodos. Probablemente el mejor procedimiento es llenar tres cuartas partes de las macetas con suelo esterilizado y agregar el inóculo y terminar de llenar la maceta con una capa de suelo esterilizado de aproximadamente 2 cm. Llenar cuatro macetas con únicamente suelo esterilizado. Reservar las otras dos macetas en caso de que sea necesario iniciar la prueba nuevamente.

5. Trasplantar 1 ó 2 plántulas de los siguientes cultivares en cada una de las macetas inoculadas: 1) tabaco NC 95, 2) algodón Deltapine 16, 3) pimiento California Wonder, 4) melón Charleston Grey, 5) maní Florrynner, y 6) tomate Rutgers. Las macetas no inoculadas son sembradas con el tomate Rutgers. (Nota: Las semillas de estos cultivares son suministradas por la oficina central del Proyecto Internacional de *Meloidogyne*, P.O. Box 5397, Raleigh, North Carolina 27607, USA).

6. Los cuidados para prevenir la contaminación son señalados en la sección 2, agua, fertilización y dejar crecer a las plantas por 50 días si la temperatura varía entre 24° y 30°C. Si la temperatura es más elevada, crecer las plantas por 45 días, si es más baja, por 55 días.

7. Extraer las plantas de las macetas, lavar suavemente el sistema radicular, y examinar con un microscopio de disección o con una lupa. Buscar los nódulos y masas de huevos maduras (color marrón ligero). Calificar cada raíz como sigue: no nódulos o masas de huevos = 0; 1-2 nódulos o masas de huevos = 1; 3-10 = 2; 11-30 = 3; 31-100 = 4; más de 100 = 5. Hacer dos tablas separadas, una para nódulos y la otra para masas de huevos.

Para cada planta, calcular un promedio de índice de agallamiento o nodulación y uno separado para masas de huevos. Generalmente los "índices de agallas y masas de huevos serán similares; sin embargo en algunos casos, el índice de masas de huevos será menor. Si el índice de masas de huevos es menor, hay que emplearlo para la decisión final. La susceptibilidad es medida por la reproducción y no por nodulación o agallamiento.

### C. Identificación

La identificación se realiza con el Cuadro A-1.1. Si todo va bien, las especies y razas de *Meloidogyne* y las combinaciones de plantas con una cruz (+) en el Cuadro A-1.1 tendrán una calificación promedio de 4,0 ó más, y aquellas con menos (-) tendrán una lectura promedio de cero, 1,0 ó 2,0. El tomate es susceptible a todas las especies y razas, y es la planta indicadora. Si las plantas de tomate en las macetas inoculadas están altamente infectadas, las otras lecturas positivas serán altas. Si ellas están bajas, la probabilidad es que el inóculo fue inadecuado y las otras lecturas serán anormalmente bajas. Las lecturas deberían ser parcialmente juzgadas en relación con las lecturas del tomate. La infección en el tomate de macetas no inoculadas indica que la mezcla de suelo para las macetas estuvo infestada, y que el experimento deberá ser repetido. Si una población con dos o más especies de *Meloidogyne* es probada, habrán muchas lecturas con cruces (+). En este caso, el experimento debería repetirse, usando masas de huevos de plantas provenientes de la prueba de hospederos dife-

renciales, es decir, plantas que han tenido diferentes signos en la tabla.

En una mezcla de *M. incognita* y *M. javanica*, por ejemplo, pimiento es la planta hospedera diferencial. Para obtener experiencia en identificación por características morfológicas, las especies identificadas por los hospederos diferenciales deberían confirmarse por el examen microscópico que emplea la técnica de la sección III de este apéndice. Las ilustraciones e información de los capítulos 8 y 9 son para este propósito.

### D. Limitaciones de la Prueba de Hospederos Diferenciales

El propósito principal de la Prueba de Hospederos Diferenciales de Carolina del Norte es identificar las cuatro especies y las seis razas que se presentan en el Cuadro A-1.1, y detectar variaciones patogénicas dentro de poblaciones de especies.

Los resultados no pueden ser interpretados como el establecimiento de un rango de hospederos para estas especies y razas. Como se ha discutido en el Capítulo 7, la resistencia al nematodo del nódulo en cultivares de cultivos varía ampliamente. La prueba de todos los cultivares de cualquier cultivo sería prácticamente imposible. Sin embargo, hasta que esto sea realizado, nadie puede decir que una especie de nematodo nunca se reproduce en determinada especie de planta. También, como se ha discutido en el Capítulo 5, V, hay evidencia de variación de individuos en las poblaciones de *Meloidogyne*.

Como Sasser (1954) estableció antes del desarrollo de la Prueba de Hospederos Diferencia-

Cuadro A-1.1. Cuadro de Identificación por la Prueba de Hospederos Diferenciales.

Especies y razas de <i>Meloidogyne</i>	Cultivares de Plantas Hospederas Diferenciales*					
	Tabaco NC 95	Algodón Deltapine 16	Pimiento California Wonder	Sandía Charleston Grey	Maní Florrynner	Tomate Rutgers
<i>M. incognita</i>						
Raza 1	-	-	+	+	-	+
Raza 2	+	-	+	+	-	+
Raza 3	-	+	+	+	-	+
Raza 4	+	+	+	+	-	+
<i>M. arenaria</i>						
Raza 1	+	-	+	+	+	+
Raza 2	+	-	-	+	-	+
<i>M. javanica</i>	+	-	-	+	-	+
<i>M. hapla</i>	+	-	+	-	+	+

\* Tabaco (*Nicotiana tabacum*) cv NC 95; algodón (*Gossypium hirsutum*) cv Deltapine 16; pimiento (*Capsicum frutescens*) cv California Wonder; sandía (*Citrullus vulgaris*) cv Charleston Grey; maní (*Arachis hypogaea*) cv Florrynner; tomate (*Lycopersicon esculentum*.) cv Rutgers.

les, "El número relativamente pequeño de plantas probadas en estos estudios no reveló ningún patrón general que permitiera la predicción de resistencia o susceptibilidad entre especies de plantas." Trabajos posteriores con muchas más poblaciones de *Meloidogyne* y cultivares adicionales de plantas no han cambiado este concepto básico. Lo máximo que puede decirse de esta prueba, en su estado presente, es que no han sido encontradas poblaciones de *M. incognita* que reproduzcan en maní, poblaciones de *M. hapla* que se reproduzcan en melón o poblaciones de *M. arenaria*, *M. javanica* y *M. hapla* que ataquen al algodón.

Cuando se encuentran nuevos hospederos de especies, existe la posibilidad de que el cultivar sea susceptible únicamente a una población probada en particular y no sea susceptible a otras poblaciones. La variación en cultivares de plantas y en individuos de poblaciones de *Meloidogyne*, indican que es posible la infección y reproducción con cualquier combinación de especies de *Meloidogyne* y especies de cultivos. Ver la designación de razas (Capítulo 5, I).

## II. PRUEBA ESTANDARIZADA DE HOSPEDEROS

La Prueba de Hospederos Diferenciales de Carolina del Norte puede ser estandarizada por el empleo de huevos de *Meloidogyne* como inóculo. El procedimiento es como sigue:

1) Lavar el suelo de raíces agalladas de plantas inoculadas en suelo estéril y cosechadas cuando las masas de huevos presentan un color marrón ligero, generalmente a los 45-55 días después de la inoculación.

2) Cortar las raíces en pedazos de aproximadamente 2 cm de largo y colocarlas en un envase de 500 ml de capacidad, que contenga una solución de 200 ml de hipoclorito de sodio (NaOCl) al 0,5%. Agitar vigorosamente con la mano por tres minutos. Esto disuelve la matriz gelatinosa de la masa de huevos. No exponer las raíces a la solución de NaOCl por más de cuatro minutos.

3) Pasar la suspensión líquida con huevos a través de dos tamices, el primero de 100 mesh a 200 mesh (aberturas de 0,149 a 0,074 mm), el segundo de 500 mesh (aberturas de 0,028 mm). Los huevos separados de las masas de huevos pasan a través del primer tamiz y son retenidos por el segundo. Los huevos sobre el tamiz de 500 mesh son lavados para eliminar la solución de NaOCl con una corriente suave de agua fría, y luego se lavan dentro de un recipiente previamente marcado a un litro. Las raíces en el recipiente original pueden ser lavadas con agua dos veces más para obtener huevos adicionales.

4) La concentración de huevos por mililitro en el recipiente es determinada al rellenar el recipiente hasta la línea indicadora de un litro y contar el número en tres muestras de un mililitro cada una.

5) Use como inóculo 10 000 huevos por maceca. Experimentos con este método mostraron que la superficie de los huevos es esterilizada y que el inóculo es más uniforme que las larvas de diferentes edades. Las masas de huevos fueron también buen inóculo, pero no pueden ser estandarizadas.

Para estimar la reproducción, los huevos pueden ser contados por el mismo procedimiento, pero sustituyendo la solución de NaOCl 0,5% por otra al 1% que libera más huevos (Hussey y Barker, 1973).

## III. IDENTIFICACION POR MICROSCOPIO

Debido a la variación, los especímenes individuales de especies de *Meloidogyne* no pueden ser positivamente identificadas por el estudio de caracteres morfológicos. Las poblaciones de especies de *Meloidogyne* pueden ser identificadas si una muestra adecuada de la población es estudiada. Una muestra adecuada nunca es menos de 10 hembras con sus masas de huevos de 10 partes diferentes del campo. La identificación se facilita si se utiliza toda la información disponible acerca de la población. Este tema es discutido más ampliamente en los Capítulos 8 y 9.

### A. Hembras

Las hembras de las especies de *Meloidogyne* son preparadas para su identificación por fijación en formaldeído al 2% aproximadamente y por unas 24 horas o más. Se debe anotar que la formalina comercial es aproximadamente 37% de formaldeído por volumen o 40% por peso. Una fórmula, para preparar formaldeído al 2% aproximadamente es una parte de formalina comercial con 19 partes de agua. Las raíces que contienen especies de *Meloidogyne* pueden ser fijadas y almacenadas en esta solución. Las hembras son obtenidas por disección de las raíces bajo un microscopio binocular de disección. Si son montadas en portaobjetos con formalina al 2% los especímenes pueden ser usados por unos pocos días. Si son montadas en lactofenol y sellados, durarán indefinidamente.

Una forma de montar hembras para su identificación es cortar el cuerpo lo más cerca posible al extremo posterior, colocar el pedazo cortado de tal manera que el patrón quede en el lado superior. El cubreobjeto de vidrio se coloca sobre ambos pedazos. Este método mantiene el cuerpo y el patrón perineal juntos, y una o dos hembras pueden ser montadas en cada portaobjeto.

Los caracteres para identificación de hembras son la relación del eje del cuello al eje del cuerpo, la posición del poro excretor, y el patrón perineal.

La relación del eje del cuello con el eje del cuerpo puede ser estudiada bajo un microscopio de

disección. Los especímenes colocados sobre su región lateral mostrarán el desplazamiento del cuello, si éste está presente.

El poro excretor es localizado al seguir el tubo excretor que es más fácil de observar que el poro.

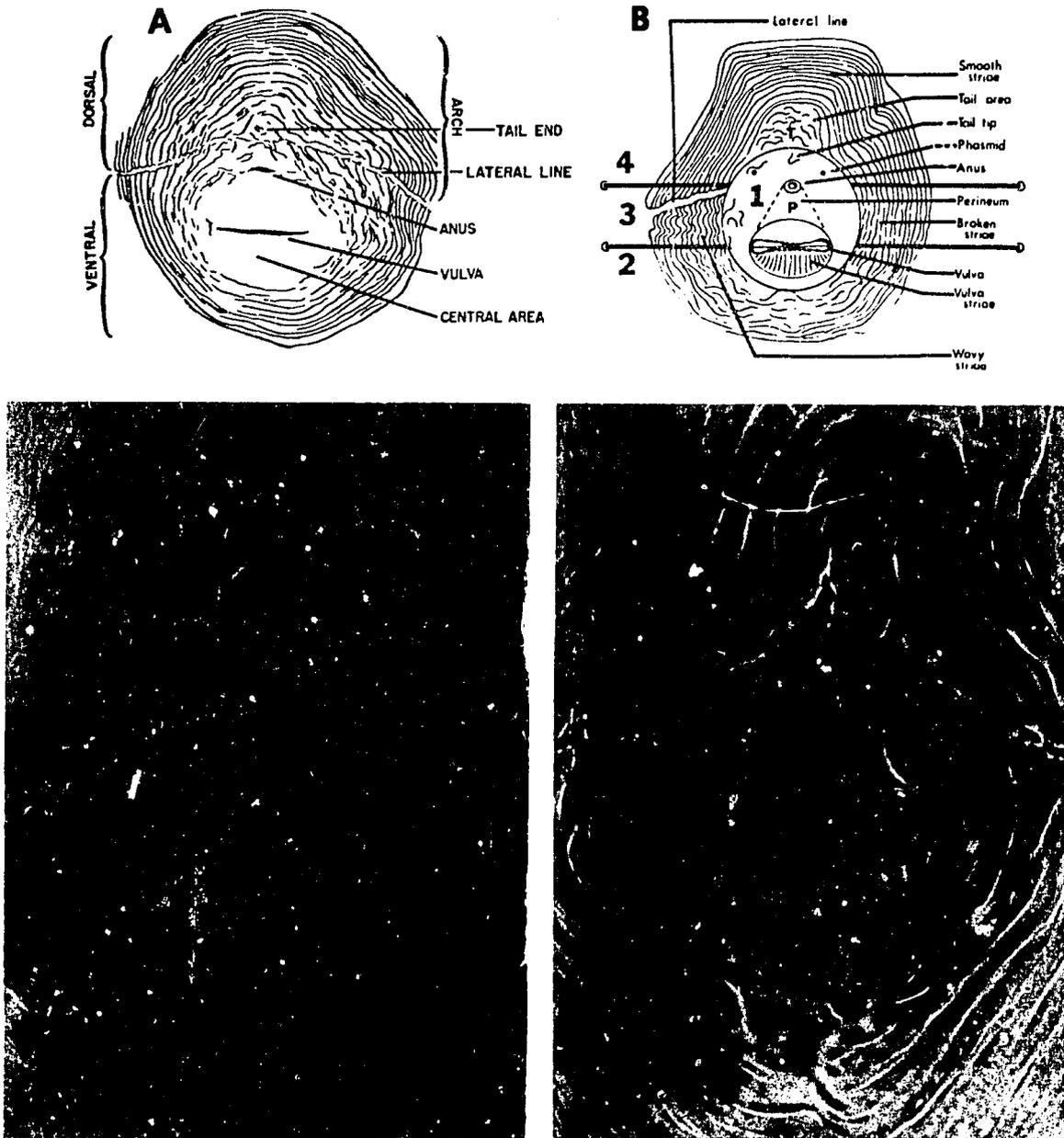


Figura A-1.1. Dos sistemas de nomenclatura del patrón perineal: A: Diagrama de un patrón perineal de *M. javanica* (Taylor, Dropkin y Martin, 1955). B: Patrón perineal dividido en sectores para facilitar su descripción. El Sector 1 es el área alrededor del ano y la vulva. El Sector 2 es el área por debajo de la vulva. El Sector 3 está definido por las líneas horizontales que pasan a través de la vulva y el ano, respectivamente. El Sector 4 es la parte por encima del ano. Las estrías en varios sectores pueden ser descritas como no presentes, suaves, onduladas, quebradas, no quebradas (continuas), regulares o irregulares (Esser, Perry y Taylor, 1976). C: Patrón perineal con un doblez a lo largo de la línea lateral izquierda, pero no a lo largo de la línea derecha. D: Patrón perineal con dobleces a lo largo de ambas líneas laterales.

En especímenes que descansan sobre su región ventral, tanto el poro excretor como el tubo pueden ser difíciles de observar, y será necesario utilizar otros especímenes.

## B. Larvas

La característica más ventajosa para la identificación de larvas de *M. incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* y *M. hapla* es la longitud promedio de la larva, obtenida por la medición de por lo menos 20 larvas, preferiblemente obtenidas de por lo menos cuatro masas de huevos. Este es el promedio de todas las longitudes medidas, y deberá ser muy cercano a la longitud promedio de las larvas que se da en los Cuadros 8.1 y 9.1. Para una medición exacta, la longitud de la larva es medida a lo largo de la línea central del cuerpo, por medio de una cámara lúcida. Muchas larvas fijadas permanecen en una curva equivalente a un sexto de un círculo. La longitud verdadera de esas larvas es aproximadamente la distancia en línea recta que existe de la cabeza a la punta de la cola más un 5%. La línea recta puede ser medida por medio de un micrómetro ocular, y es suficientemente precisa para separar las larvas de *M. arenaria* (longitud promedio 0,470 mm) de las larvas de *M. incognita* (0,376 mm) y de las de *M. javanica* (0,370 mm). Las larvas de *M. hapla* (0,430 mm) pueden ser separadas de las larvas más largas de *M. arenaria* y de las larvas más cortas de *M. incognita* y *M. javanica*.

Para algunas especies, la longitud y la forma de la cola son características útiles de identificación.

## C. Patrones Perineales

Después de identificar las poblaciones de *Meloidogyne* por la Prueba de Hospederos Diferenciales, el chequeo de la posición del poro excretor en la hembra y la longitud promedio de las larvas, el estudio del patrón perineal proveerá una confirmación adicional sobre la identificación de las especies más comunes de *Meloidogyne*. Muchos investigadores montan de 4 a 10 patrones perineales en un portaobjeto, por medio del método descrito por Taylor y Netscher (1974).

1) Las raíces infectadas son colocadas en una solución al 0,9% de cloruro de sodio y las hembras son extraídas de las raíces bajo un microscopio de disección.

2) Las hembras son transferidas a una placa de plástico o un pedazo de plástico en una placa petri de vidrio con ácido láctico al 45% y la parte posterior es cortada con un bisturí de oculista o una aguja muy afilada.

3) Los tejidos del cuerpo son suavemente removidos con una pestaña o fibra flexible.

4) El patrón perineal es recortado y transferido a glicerina en un portaobjeto. Se coloca un cubreobjeto y se sella con cera u otro sellador de cubreobjetos.

Los patrones perineales son formados por la expansión y alteración del cuerpo de las larvas y retienen las líneas laterales, la punta de la cola, y los fasmidios. Las líneas laterales se dirigen a la punta de la cola como se observa en la Figura A-1.1, A, que corresponde al patrón de *M. javanica* y tiene las líneas características de esta especie. Las líneas laterales son más o menos visibles en otras especies, como una serie de interrupciones o irregularidades en las estrías.

Las Figuras A-1.1, A y B presentan dos formas de denominar las partes de los patrones perineales. Sin embargo las descripciones con palabras en los patrones son de poco valor en la identificación para la búsqueda de similitudes y no de diferencias, no hay sustituto para la comparación de dibujos o preferiblemente de fotografías de patrones con especímenes. Las diferencias siempre están presentes, pero hay más similitudes y siempre se podrán encontrar patrones típicos. Se debe buscar patrones como los que aparecen en los Capítulos 8 y 9 de este libro y tratar de encontrar patrones típicos.

Precaución: Los patrones perineales a menudo llegan a doblarse a lo largo de las líneas laterales, en algunas especies más que en otras. Las Figuras A-1.1, C y D presentan dobleces: la primera a lo largo de la línea lateral a la izquierda, pero no a lo largo de la línea lateral a la derecha; la segunda a lo largo de ambas líneas laterales. Estas pueden ser confundidas, y a menudo lo han sido, con cisuras definitivas. Los dobleces pueden ser fácilmente reconocidos como tales, si se enfoca lentamente hacia arriba y hacia abajo.

## D. Machos

Los machos de las especies de *Meloidogyne* son de poco valor en las identificaciones de rutina.

## APENDICE 2

### OBTENCION DE GRANDES CANTIDADES DE HUEVOS Y LARVAS

#### I. PARA PRUEBAS DE HOSPEDEROS, PROGRAMAS DE MEJORAMIENTO, PRUEBAS BIOQUIMICAS Y EXPERIMENTOS

Son necesarias grandes cantidades de larvas y huevos de *Meloidogyne*. Algunos métodos valiosos para aislamiento de huevos y larvas son los siguientes:

##### A. De Raíces que Muestran Pocas Masas de Huevos

Las raíces infectadas son lavadas y cortadas en pedazos de aproximadamente 5 mm de largo. Una porción de 5 gramos se coloca en una licuadora (homogenizador, mezclador) con 500 ml de agua. La licuadora se corre a baja velocidad por 15 segundos. La suspensión resultante es pasada a través de un tamiz grueso (aberturas de 1 mm) y de uno fino (aberturas de 0,010 a 0,030 mm), y luego se lava profusamente. Los residuos sobre el tamiz fino se lavan dentro de un tubo de centrifuga, al cual se le agrega un centímetro cúbico de caolín en polvo. Después de mezclar bien, todo es centrifugado por 5 minutos y el sobrenadante es eliminado.

Se agrega una solución de azúcar (sacarosa) de gravedad específica de 1,15 y la mezcla es nuevamente agitada y centrifugada por 4 minutos. En esta forma los huevos se ubican en la parte superior y son luego vertidos en un tamiz fino (Coolen y D'Herde, 1972).

##### B. De Raíces que Muestran Muchas Masas de Huevos

Agitar en agua las raíces con las masas de huevos expuestas, y batir con una brocha o un pincel para separar las masas de huevos. Colectar sobre un tamiz de 60 mesh (0,42 mm de abertura), y procesar por 40 segundos en una licuadora (homogenizador) con 500 ml de una solución de hipoclorito de sodio (NaOCl) al 1%. Esto libera los huevos de las masas de huevos. Estos son separados de los residuos de mayor tamaño por un tamizado a través de 100 mesh (0,149 mm. de abertura) y 400 mesh (aberturas de 0,037 mm). Centrifugar con agua, luego con una solución de sacarosa (454 gramos de sacarosa en un litro de agua), y lavar, para extraer los residuos pequeños y dejar los huevos limpios (McClure y otros, 1973).

## APENDICE 3

### PRUEBA DE PLANTAS PARA RESISTENCIA

#### I. PRUEBAS PRELIMINARES

Las pruebas para resistencia son mejor conducidas con plántulas germinadas en suelo estéril y transplantadas en suelo altamente inoculado con huevos, larvas, o masas de huevos. La temperatura del suelo es mantenida a 25°C en promedio, y las plantas son examinadas periódicamente para observar agallas y producción de huevos. Las líneas mejoradas podrán ser descartadas cuando en ellas se encuentra una producción de huevos entre moderada y alta. Las plantas con un ligero agallamiento y una baja producción de huevos son guardadas por 50 a 60 días antes de darles la evaluación final. Las líneas con la más baja producción de huevos son guardadas y probadas nuevamente.

#### II. PRUEBAS DE CAMPO

En los últimos estados del desarrollo de un cultivar, las líneas mejoradas son probadas en gran escala, con repeticiones en diferentes partes de un campo. Las líneas con baja producción de huevos son probados de nuevo en el mayor número posible de campos hasta tener seguridad de que su resistencia es verdadera. Las selecciones finales son realizadas mediante pruebas de rendimiento en campos infestados con especies de *Meloidogyne* y en suelos similares tratados con nematocidas (Kinloch y Hinson, 1972).

## REFERENCIAS

- Adamson, W.C., E. E. Connelly, N. A. Minton and J. D. Miller. 1974. Inheritance of resistance to *Meloidogyne hapla* in *Lespedeza cuneata*. *J. Heredity* 65:365-368.
- Allard, R. W. 1954. Sources of root-knot nematode resistance in lima beans. *Phytopathology* 44:1-4.
- Anonymous. 1968. Principles of plant and animal pest control 4. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- Baldwin, J. G. and K. R. Barker. 1970a. Histopathology of corn hybrids infected with root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Phytopathology* 60:1195-1198.
- Baldwin, J. G. and K. R. Barker. 1970b. Host suitability of selected hybrids, varieties and inbreds of corn to populations of *Meloidogyne* spp. *Jour. Nematol.* 2:345-350.
- Batten, C. K. and N. T. Powell. 1971. Rhizoctonia-Meloidogyne disease complex in flue-cured tobacco. *Jour. Nematol.* 3:164-169.
- Belcher, J. V. and R. S. Hussey. 1977. Influence of *Tagetes patula* and *Arachis hypogaea* on *Meloidogyne incognita*. *Plant Dis. Repr.* 61:525-528.
- Bergeson, G. B. 1959. The influence of temperature on the survival of some species of the genus *Meloidogyne*, in the absence of a host. *Nematologica* 4:344-354.
- Bird, A. F. 1961. The ultrastructure and histochemistry of a nematode-induced giant cell. *Jour. of Biophysical and Biochemical Cytology* 11:701-715.
- Bird, A. F. 1962. The induction of giant cells by *Meloidogyne javanica*. *Nematologica* 8:1-10.
- Bird, A. F. and H. R. Wallace. 1965. The influence of temperature on *Meloidogyne hapla* and *M. javanica*. *Nematologica* 11:581-589.
- Bird, A. F. 1972. Influence of temperature on embryogenesis in *Meloidogyne javanica*. *Jour. Nematology* 4:206-213.
- Bird, A. F. 1974. Plant response to root-knot nematode. *Ann. Rev. Phytopathology* 12:69-85.
- Blazey, D. A., et al. 1964. Nematode resistance in the common bean. *Jour. Heredity* 55:20-22.
- Brueske, C. H. and G. B. Bergeson. 1972. Investigation of growth hormones in xylem exudate and root tissue of tomato infected with root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Jour. Exp. Botany* 23:14-22.
- Burdett, J. F., A. F. Bird, and J. M. Fisher. 1963. The growth of *Meloidogyne* in *Prunus persica*. *Nematologica* 9:542-546.
- Calitz, P. C. and D. L. Milne. 1962. Reaction of *Nicotiana* species and species crosses to the root-knot nematode, *Meloidogyne javanica*. *South Africa Jour. of Agric. Sci.* 5:123-126.
- Carter, W. W. 1975a. Effects of soil temperatures and inoculum levels of *Meloidogyne incognita* and *Rhizoctonia solani* on seedling disease of cotton. *Jour. Nematol.* 7:229-233.
- Carter, W. W. 1975b. Effects of soil texture on the interaction between *Rhizoctonia solani* and *Meloidogyne incognita* on cotton seedlings. *Jour. Nematol.* 7:234-236.
- Chapman, R. A. 1963. Population development of *Meloidogyne arenaria* in red clover. *Proc. Helminthol. Soc. of Wash.* 30:233-236.
- Chitwood, B. G. 1949. Root-knot nematodes. I. A revision of the genus *Meloidogyne* Goeldi 1887. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 16:90-104.
- Chitwood, B. G., A. W. Specht, and L. Havis. 1952. Root-knot nematodes. 3. Effects of *Meloidogyne incognita* and *M. javanica* on some peach rootstocks. *Plant and Soil* 4:77-95.
- Choudhury, B., R. Rajendran, B. Singh, and T. S. Verma. 1969. Breeding tomato, brinjal and cowpea resistant to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) All India Nematology Symp., New Delhi, India 46-47 (Abstract).
- Christie, J. R. 1936. The development of root-knot nematode galls. *Phytopathology* 26:1-22.
- Christie, J. R. and G. S. Cobb. 1941. Notes on the life history of the root-knot nematode, *Heterodera marioni*. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 8:24-26.
- Climate and Man. Yearbook of Agriculture, 1941, pages 704 and 705. U. S. Dept. of Agriculture, U. S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Coetzee, V. 1956. *Meloidogyne acronea*, a new species of root-knot nematode. *Nature* 177:899-900.
- Coetzee, V. and H. J. Botha. 1965. A redescription of *Hypsoperine acronea* (Coetzee, 1956) Sledge and Goiden, 1964 (Nematoda:Heteroderidae) with a note on its biology and host specificity. *Nematologica* 11: 480-484.
- Colbran, R. C. and J. J. Davis. 1969. Studies of hot-water treatment and soil fumigation for control of root-knot in ginger. *Queensland Jour. Agr. Anim. Sci.* 26:439-445.
- Coolen, W. A. and C. J. D'Herde. 1972. A method for the quantitative extraction of nematodes from plant tissue. *Min. of Agric. Res. Admin., State Agric. Res. Centre, Ghent.*
- Cordner, H. B., F. B. Struble, and L. S. Morrison. 1954. Breeding sweet potatoes for resistance to the root-knot nematode. *Plant Dis. Repr. Supplement* 227:92-93.
- Curi, S. M., A. Carvalho, F. P. Moraes, L. C. Monaco, and H. V. Arruda. 1970. New source of genetic resistance in coffee for the control of coffee nematode, *Meloidogyne exigua*. *Biologica* 36:293-295.
- Dale, P. S. and G. J. van der Mespel. 1972. Control of root-knot nematodes on Chinese gooseberry (Kiwi fruit) *Actinidia chinensis*, by chemical bare-root dip. *Plant Dis. Repr.* 56:850-851.
- Dale, P. S. 1973. Elimination of root-knot nematodes from roses by chemical bare-root dips. *New Zealand Jour. Exp. Agric.* 1:121-122.
- Da Ponte, J. J. 1969. *Meloidogyne lordelloi* sp. n., a nematode parasite of *Cereus macrogonus* Salm-Dick. *Bolm Soc. Cearense Agron.* 10:59-63.
- De Grisse, A. 1960. *Meloidogyne kikuyensis* N. sp., a parasite of kikuyu grass (*Pennisetum cladesinum*) in Kenya. *Nematologica* 5:303-308.
- De Guiran, G. 1970. The *Meloidogyne* on tobacco in Madagascar. *Cah. ORSTOM Ser. Biol.* 11:187-208.
- De Guiran, G. and C. Netseber. 1970. Nematodes of the genus *Meloidogyne*, parasites of tropical crops. *Cah ORSTOM Ser. Biol.* 11:151-185.
- Di Muro, A. 1971. The *Meloidogyne* genus in typical Italian tobacco growing environment. *Tobacco* 75:11-17.
- Dropkin, V. H., G. C. Martin, and R. W. Johnson. 1958. Effect of osmotic concentration on hatching of some plant parasitic nematodes. *Nematologica* 3:115-126.
- Dropkin, V. H. 1959. Varietal response of soybeans to *Meloidogyne*. A bioassay system for separating races of root-knot nematodes. *Phytopathology* 49:18-23.
- Dropkin, V. H. and P. E. Nelson. 1960. The histopathology of root-knot nematode infections in soybeans. *Phytopathology* 50:442-447.
- Dropkin, V. H., D. W. Davis, and R. E. Webb. 1967. Resistance of tomato to *Meloidogyne incognita acrita* and to *M. hapla* (root-knot nematodes) as determined by a new technique. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 90:316-323.
- Dropkin, V. H. and R. E. Webb. 1967. Resistance of axenic tomato seedlings to *Meloidogyne incognita acrita* and to *M. hapla*. *Phytopathology* 57:584-587.
- Dropkin, V. H. 1969. The necrotic reaction of tomatoes and other hosts resistant to *Meloidogyne*: Reversal by temperature. *Phytopathology* 59:1632-1637.
- Dropkin, V. H. 1972. Pathology of *Meloidogyne*: galling, giant cell formation, effects on host physiology. *OEPP/EPPO Bul.* 6:23-32.
- Elmer, O. H. 1950. Sweet potatoes in Kansas. *Kan. Agr. Exp. Sta. Bull.* 341, p. 10-11.
- Elmer, O. H. 1958. The sweet potato variety Kande. *Kan. Agr. Exp. Sta. Rept.* 9-14.

- Elmiligy, I. A. 1968. Three new species of the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887. (Nematoda:Heteroderidae). *Nematologica* 14:577-590.
- Endo, B. Y. 1971. Nematode-induced syncytia (giant cells), host-parasite relationships of Heteroderidae. Vol. II, pages 91-117. *In: Plant Parasitic Nematodes*, eds. B. M. Zuckerman, W. F. Mai and R. A. Rohde. Academic Press, New York and London.
- Esser, R. P., V. G. Perry, and A. L. Taylor. 1976. A diagnostic compendium of the genus *Meloidogyne* (Nematoda:Heteroderidae). *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 43:138-150.
- Fassuliotis, G. and E. L. Corley, Jr. 1967. Use of seed growth pouches for root-knot nematode resistance tests. *Plant Dis. Reprtr.* 51:482-486.
- Fassuliotis, G. 1976. Progress, problems and perspectives in breeding food crops for root-knot resistance. pp. 81-93. *Proceedings of the Research Planning Conference on Root-Knot Meloidogyne spp.* January 12-16, 1976. North Carolina State University, Raleigh, N.C.
- Flores, J. M. and G. Yopez T. 1969. *Meloidogyne* in coffee in Venezuela. pp. 250-265. *In: Nematodes of Tropical Crops*, ed. J. E. Peachey. Tech. Commun. Commonw. Bur. Helminth. No.40.
- Franklin, M. T. 1961. A British root-knot nematode, *Meloidogyne artiellia* n. sp. *J. Helminthol. Leiper Supplement* 85-92.
- Franklin, M. T. 1965. A root-knot nematode, *Meloidogyne naasi*, n. sp., on field crops in England and Wales. *Nematologica* 11:79-86.
- Franklin, M. T. 1971. Taxonomy of Heteroderidae. *Plant Parasitic Nematodes*. Zuckerman, Mai and Rohde, Editors. Academic Press, New York and London. pp. 139-162. P. 141. "The species *Hypsooperine ottersoni* Thorne, 1969, . . . becomes *Meloidogyne ottersoni* (Thorne) n. comb." Also pp. 146-147, Table II.
- Fungicide and Nematicide Tests. 1977. American Phytopathological Society, 32:240-257.
- Gäumann, E. 1950. Principles of Plant Infection. Crosby Lockwood and Son, London.
- Gentile, A. F., K. A. Kimble, and G. C. Hanna. 1962. Reactions of sweetpotato breeding lines to *Meloidogyne* spp. when inoculated by an improved method. *Phytopathology* 52:1225-1226.
- Giamalva, M. J., W. J. Martin, and T. P. Hernandez. 1960. Reaction of 8 sweetpotato selections to 5 species of root-knot nematodes. *Phytopathology* 50:575.
- Giamalva, M. J., W. J. Martin, and T. P. Hernandez. 1963. Sweetpotato varietal reaction to species and races of root-knot nematodes (*Meloidogyne*). *Phytopathology* 53:1197-1189.
- Gilbert, J. C., J. L. Brewbaker, J. S. Tanaka, J. T. Chinn, R. W. Hartmann, J. A. Crozier, Jr., and P. J. Ito. 1969. Vegetable improvement at the Hawaii Exp. Sta. Research Report 175.
- Gilbert, J. C., J. T. Chinn, and J. S. Tanaka. 1970. Four new tropical vegetable-type soybeans with root-knot nematode resistance. *Hawaii Agr. Exp. Sta., Univ. of Hawaii, Res. Report* 178.
- Giles, J. E. and E. M. Hutton. 1958. Combining resistance to root-knot nematode (*Meloidogyne javanica*) and fusarium wilt in hybrid tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Australian Jour. Agric. Res.* 9:182-192, Plate 1.
- Gillard, A. 1961. Onderzoekingen omtrent de biologie, de verspreiding en de bestrijding van wortelknobbelsaltje (*Meloidogyne* spp.). *Meded. Landouwhog. Opzoek. Gent.* 26:515-646.
- Goeldi, E. A. 1887. Relatoria sobre a molestia do cafeeiro na provincia do Rio de Janeiro. Apparently an advance separate of: *Arch. Mus. Nac. Rio de Janeiro* 8:7-121. Note: Correct spelling of the author's name is Göldi. We have used the alternative spelling since it is more familiar to nematologists.
- Goleen, A. C. and J. R. McGrew. 1954. Control of endoparasitic root nematodes in strawberry propagation stocks by hot-water treatments. *Plant Dis. Reprtr.* 38:818-826.
- Golden, A. M. and W. Birehfield. 1955. *Meloidogyne graminicola* (Heteroderidae) a new species of root-knot nematode from grass. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 32:228-231.
- Golden, A. M. and W. Birehfield. 1968. Rice root-knot nematode (*Meloidogyne graminicola*), as a new pest of rice. *Plant Dis. Reprtr.* 52:423.
- Golden, A. M., J. M. Epps, R. D. Riggs, L. A. Duclou, J. A. Fox, and R. L. Bernard. 1970. Terminology and identity of intraspecific forms of the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*). *Plant Dis. Reprtr.* 54:544-546.
- Golden, A. M. 1976. *Meloidogyne* taxonomy—current status, some problems, and needs. *Proceedings of the Research Planning Conference on Root-Knot Nematodes Meloidogyne spp.*, North Carolina State University, Raleigh, N.C. 27607. Pp. 13-17.
- Golden, J. K. and S. D. Van Gundy. 1975. A disease complex of okra and tomato involving the nematode, *Meloidogyne incognita*, and the soil-inhabiting fungus, *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 65:265-273.
- Good, J. M. 1969. Methods for applying nematicides and soil fumigants. Pp. 297-313. *In: Nematodes of Tropical Crops Tech. Comm. No. 40*, Commonwealth Bureau of Helminthology, St. Albans, Herts., England.
- Good, J. M. 1973. Nematodes. Chap. 16, Soybeans: Improvement, Production, and Uses. *Am. Soc. Agron.*, pp. 527-543.
- Graham, T. W. 1968. A new pathogenic race of *Meloidogyne incognita* on flue-cured tobacco. *Tobacco* 168:42-44.
- Greenleaf, W. H. 1967. Atkinson—a root-knot and fusarium wilt resistant tomato variety of Rutgers class. *Hort. Science* 2:60.
- Griffin, G. D., J. L. Anderson, and E. C. Jorgenson. 1968. Interaction of *Meloidogyne hapla* and *Agrobacterium tumefaciens* in relation to raspberry cultivars. *Plant Dis. Reprtr.* 52:492-493.
- Griffin, G. D. and O. J. Hunt. 1972. Effects of temperature and inoculation timing on the *Meloidogyne hapla* *Corynebacterium insidiosum* complex in alfalfa. *Jour. Nematol.* 4:70-71.
- Hackney, R. W. and O. J. Dickerson. 1975. Marigold, castor bean and chrysanthemum as controls of *Meloidogyne incognita* and *Pratylenchus alleni*. *Jour. Nematol.* 7:84-90.
- Hare, W. W. 1956. Resistance in pepper to *Meloidogyne incognita acrita*. *Phytopathology* 46:98-104.
- Hare, W. W. 1957. Inheritance of resistance to root-knot nematodes in pepper. *Phytopathology* 47:455-459.
- Hare, W. W. 1959. Resistance to root-knot nematodes in cowpea. *Phytopathology* 49:318. (Abstr.)
- Hare, W. W. 1965. The inheritance of resistance of plants to nematodes. *Phytopathology* 55:1162-1166.
- Hartmann, R. W. 1968. Manoa Wonder, a new root-knot nematode resistant pole bean. *Hawaii Agr. Exp. Sta., Univ. of Hawaii Cir.* 67.
- Hawley, W. O. 1956. Hot-water treatment for the control of root-knot nematodes on *Dioscorea floribunda*. *Plant Dis. Reprtr.* 40:1045-1046.
- Heald, C. M. and J. R. Wayland. 1975. Factors affecting the control of *Rotylenchulus reniformis* with UHF electromagnetic energy. *Jour. Nematology* 7:171-174.
- Hernandez, T. P., A. Miller, A. J. Adams, R. T. Brown, and W. Etzel. 1972. Pelican: a new root-knot resistant tomato variety. *Louisiana Agriculture* 15:3, 16.
- Hinson, K., R. L. Smith, R. A. Kinloch, and H. W. Lundy. 1973. Hutton soybean. *Univ. of Florida Agr. Exp. Sta. Circular* S-225.
- Huang, C. S. and A. R. Maggenti. 1969. Mitotic aberrations and nuclear changes of developing giant cells in *Vicia faba* caused by root-knot nematodes, *Meloidogyne javanica*. *Phytopathology* 59:447-455.
- Hussey, R. S. and K. R. Barker. 1973. A comparison of methods of collecting inocula of *Meloidogyne* spp. including a new technique. *Plant Dis. Reprtr.* 57:1025-1028.
- Ibrahim, I. K. A., I. A. Ibrahim, and S. I. Massoud. 1972. Induction of galling and lateral roots on five varieties of soybeans by *Meloidogyne javanica* and *M. incognita*. *Plant Dis. Reprtr.* 56:882-884.
- Ibrahim, I. K. A., I. A. Ibrahim, and M. A. Rezk. 1972. Pathogenicity of certain parasitic nematodes on rice. *Alexandria J. of Agric. Res.* 20:175-181.
- Itoh, Y., Y. Ohshima, and M. Ichinohe. 1969. A root-knot nematode, *Meloidogyne mali* n. sp. on apple tree from Japan (Tylenchida:Heteroderidae). *App. Ent. Zool.* 4:194-202.
- James, M. 1969. Nine varieties of southern peas resistant to the soybean cyst nematode. *Plant Dis. Reprtr.* 53:245.
- Jenkins, Jr., S. F. No date. Disease resistance in vegetable

- varieties. Plant Pathology Information Note 188, North Carolina State University Mimeo publication.
- Jobert, C. 1878. Sur un maladie du cafeier observu au Bresil. Comp. rend. hebdom. Seanc. Acad. Sci. Paris 87:941-943.
- Johnson, A. W., T. J. Ratcliffe, and G. C. Freeman. 1970. Control of *Meloidogyne incognita* on dogwood seedlings by chemical dips. Plant Dis. Reprtr. 54:952-955.
- Johnson, H. A. and N. T. Powell. 1969. Influence of root-knot nematodes on bacterial wilt development in flue-cured tobacco. Phytopathology 59:486-491.
- Jones, M. G. K. and D. H. Northcote. 1972. Multinucleate transfer cells induced in *Coleus (blumei)* roots by the root-knot nematode, *Meloidogyne arenaria*. Protoplasma 75:381-395.
- Joubert, T. G. and C. E. Rappard. 1971. Roodeplaat Albesto eelworm resistant tomato cultivar. Helminthological Abstracts Series B:33.
- Kellogg, C. E. 1941. Climate and Soil. Pages 265-291 in Climate and Man, Yearbook of Agriculture, 1941. U. S. Dept of Agriculture, U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., U.S.A.
- Kinloch, R. A. and K. Hinson. 1972. The Florida program for evaluating soybean (*Glycine max* L. Merr.) genotypes for susceptibility to root-knot nematode disease. Proc. Soil Crop Sci. Soc. Florida 32:173-176.
- Kirjanova, E. S. and T. S. Ivanova. 1965. Eelworm fauna of *Pelargonium roseum* L. in the Tadzhik SSR. Izv. Akad. Nauk tadzhik SSR (Otd. biol. Nauk) 1 (18):24-31.
- Lear, B. and L. A. Lider. 1959. Eradication of root-knot nematodes from grapevine rootings by hot water. Plant Dis. Reprtr. 43:314-317.
- Loos, C. A. 1953. *Meloidogyne breviceauda* n. sp. - a cause of root-knot of mature tea in Ceylon. Proc. Helminthol. Soc. Wash. 20:83-91.
- Lordello, L. G. E. 1956a. *Meloidogyne inornata* sp. n., a serious pest of soybean in the state of Sao Paulo, Brazil (Nematoda:Heteroderidae). Rev. Brasil. Biol. 16:65-70.
- Lordello, L. G. E. 1956b. Nematoides que parasitam a soja na regio de Bauro. Bragantia 15:55-64.
- Lordello, L. G. E. and A. P. L. Zamith. 1958. On the morphology of the coffee root knot nematode, *Meloidogyne exigua* Goeldi, 1887. Proc. Helminthol. Soc. Wash. 25:133-137.
- Lordello, L. G. E. and A. P. L. Zamith. 1960. *Meloidogyne coffeicola*, sp. n., a pest of coffee trees in the state of Parana, Brazil. Rev. Brasil Biol. 20:375-379.
- Lordello, L. G. E. 1972. Nematode pests of coffee. Pp. 268-284. In: Economic Nematology, ed. J. M. Webster. Academic Press, Inc., London and New York.
- Lownsbey, B. F., E. F. Serr, and C. J. Hansen. 1959. Root-knot nematode on peach and root-lesion nematode on walnut cause serious problems for California orchardists. California Agriculture, Sept., 1959, 19-20.
- Lucas, G. B., J. N. Sasser, and A. Kelman. 1955. The relationship of root-knot nematodes to Granville Wilt resistance in tobacco. Phytopathology 45:537-540.
- Maggenti, A. R. 1962. Hot water treatment of hop rhizomes for nematode control. California Agriculture 16:11-12.
- Maggenti, A. R. and W. H. Hart. 1963. Control of root-knot nematode on hops. Plant Dis. Reprtr. 47:883-885.
- Mankau, R. 1975. *Bacillus penetrans* n. comb. causing a virulent disease of plant-parasitic nematodes. Jour. of Invertebrate Pathology 26:333-339.
- Mankau, R. and J. I. Imbriani. 1975. The life cycle of an endoparasite in some Tylenchid nematodes. Nematologica 21:89-94.
- Martin, G. C. 1968. Control of *Meloidogyne javanica* in potato tubers and *M. hapla* in the roots of young rose bushes by means of heated water. Nematologica 14:441-446.
- Martin, W. J. 1970. Elimination of root-knot and reniform nematodes and scurf infections from rootlets of sweetpotato plants by hot water treatment. Plant Dis. Reprtr. 54:1056-1058.
- Martin, W. J., L. W. Nielsen, and L. S. Morrison. 1970. Diseases. In: Thirty Years of Cooperative Sweet Potato Research 1939-1969. Southern Coop. Series Bull. No. 159, pp. 46-48.
- Mayol, P. S. and G. B. Bergeson. 1970. The role of secondary invaders in *Meloidogyne incognita* infection. Jour. Nematology 2:80-83.
- McClure, M. A., T. H. Kruk, and I. Misaghi. 1973. A method for obtaining quantities of clean *Meloidogyne* eggs. Jour. Nematology 5:230.
- Meagher, J. W. 1960. Root-knot nematode of the grape vine. Jour. of Agric., Victoria (Australia), July, pp. 419-423.
- Meagher, J. W. and P. T. Jenkins. 1970. Interaction of *Meloidogyne hapla* and *Verticillium dahliae*, and the control of wilt in strawberry. Australia Jour. Exp. Agric. and Animal Husbandry. 10:493-496.
- Melendez, P. L. and N. T. Powell. 1967. Histological aspects of the *Fusarium* wilt-root knot complex in flue-cured tobacco. Phytopathology 57:286-292.
- Michell, R. E., R. B. Malek, D. P. Taylor, and D. I. Edwards. 1973. Races of the barley root-knot nematode, *Meloidogyne naasi*. I. Characterization by host preference. Jour. Nematology 4:41-44.
- Milne, D. L. and D. P. Du Plessis. 1964. Development of *Meloidogyne javanica* (Treub) Chitwood on tobacco under fluctuating soil temperature. South African Jour. Agr. Sci. 7:673-680.
- Minton, N. A. 1962. Factors influencing resistance of cotton to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). Phytopathology 52:272-279.
- Minton, N. A., E. D. Donnelly, and R. L. Shepherd. 1966. Reaction of *Vicia* species and *F<sub>2</sub>* hybrids from *V. sativa* and *V. angustifolia* to five root knot nematode species. Phytopathology 56:102-107.
- Minton, N. A. and L. W. Morgan. 1974. Evaluation of systemic and non-systemic pesticides for insect and nematode control in peanuts. Peanut Science 1:91-98.
- Minton, N. A. and R. O. Hammons. 1975. Evaluation of peanut for resistance to the peanut root-knot nematode, *Meloidogyne arenaria*. Plant Dis. Reprtr. 59:944.
- Moh, A. S., S. H. Nasar, and M. S. Attia. 1972. Gawaher (Giza-1), a tomato variety with resistance to the root-knot nematode. Agricultural Research Review, Arab Republic of Egypt 50:39-45. Fr. Plant Breeding Abstracts 43:7426.
- Moller, W. J. and J. M. Fisher. 1961. Hot water treatment effective for nematode infested grapevine rootings. Jour. Dept. Agric. S. Australia 65:38.
- Mulvey, R. J., J. L. Townshend, and J. W. Potter. 1975. *Meloidogyne microtyla* sp. nov. from southwestern Ontario, Canada. Canadian Jour. of Zool. 53:1528-1536.
- Nishizawa, T. 1974. A new pathotype of *Meloidogyne incognita* breaking resistance of sweet potato and some trials to differentiate pathotypes. Japanese Jour. of Nematol. 4:37-42.
- Norton, D. C. 1969. *Meloidogyne hapla* as a factor in alfalfa decline in Iowa. Phytopathology 59:1824-1828.
- Nyland, G. 1955. Killing root knot nematodes in some stone fruit tree root stocks. Plant Dis. Reprtr. 39:973-975.
- O'Bannon, J. H. and H. W. Reynolds. 1961. Root-knot nematode damage and cotton yields in relation to certain soil properties. Soil Science 92:384-386.
- O'Bannon, J. H. and H. W. Reynolds. 1965. Water consumption and growth of root-knot nematode-infected and uninfected cotton plants. Soil Science 99:251-255.
- Ogbuji, R. O. and H. J. Jensen. 1972. Pacific Northwest biotypes of *Meloidogyne hapla*. Plant Dis. Reprtr. 56:520-523.
- Oostenbrink, M. 1972. Evaluation and integration of nematode control methods. Pages 497-514 In: Economic Nematology, ed. J. M. Webster. Academic Press, London and New York.
- Orion, D. and D. Zutra. 1971. The effect of the root-knot nematode on the penetration of crown gall bacteria into almond roots, Israel Jour. Agr. Res. 21:27-29.
- Orion, D. and J. Krikun. 1976. Response of *Verticillium*-resistant and *Verticillium*-susceptible tomato varieties to inoculation with the nematode *Meloidogyne javanica* with *Verticillium dahliae*. Phytoparasitica 4:41-44.
- Overman, A. J. 1969. Gladiolus corm dips for root-knot nematode

- control. Florida State Hort. Soc. Proc. 82:362-366.
- Overman, A. J., J. P. Jones, and C. M. Geraldson. 1970. Interaction of cultivars, nematodes and fumigants on development of verticillium wilt on tomatoes. Florida State Hort. Soc. 83:203-208.
- Peacock, F. C. 1957. Studies on root knot nematodes of the genus *Meloidogyne* in the Gold Coast. Part II. The effect of soil moisture content on survival of the organism. *Nematologica* 2:114-122.
- Poghossian, H. E. 1971. *Hypoperine megriensis* n. sp. (Nematoda:Heteroderidae) in the Armenian SSR. *Doklady Akademii Nauk Armyanskio SSR* 53:306-312.
- Ponchillia, P. E. 1973. Control of *Meloidogyne incognita* on peach by chemical bare-root dips. *Plant Dis. Repr.* 57:489-491.
- Porter, D. M. and N. T. Powell. 1967. Influence of certain *Meloidogyne* species in *Fusarium* wilt development in flue-cured tobacco. *Phytopathology* 57:282-285.
- Powell, N. T. and C. J. Nusbaum. 1960. The black shank-root knot complex in flue-cured tobacco. *Phytopathology* 50:899-906.
- Powell, N. T. and C. K. Batten. 1969. Complexes in tobacco involving *Meloidogyne incognita*, *Fusarium oxysporum* f. sp. *nicotianae* and *Alternaria tenuis*. *Phytopathology* 59:1044.
- Powell, N. T. 1971. Interaction of plant parasitic nematodes with other disease-causing agents. Vol. II, pages 119-136. *In: Plant Parasitic Nematodes*, eds. B. M. Zuckerman, W. F. Mai and R. A. Rohde. Academic Press, New York and London.
- Powell, N. T., P. L. Melendez, and C. K. Batten. 1971. Disease complexes in tobacco involving *Meloidogyne incognita* and certain soil-borne fungi. *Phytopathology* 61:1332-1337.
- Rau, G. J. and G. Fassuliotis. 1965. *Hypoperine spartinae* n. sp., a gall-forming nematode on the roots of smooth cordgrass. *Proc. Helminthol. Soc. of Wash.* 32:159-162.
- Rebois, R. V., B. J. Eldridge, J. M. Good, and A. K. Stoner. 1973. Tomato resistance and susceptibility to the reniform nematode. *Plant Dis. Repr.* 57:169-172.
- Reynolds, H. W. and J. H. O'Bannon. 1960. Reaction of sixteen varieties of alfalfa to two species of root-knot nematodes. *Plant Dis. Repr.* 44:441-443.
- Reynolds, H. W., W. W. Carter, and J. H. O'Bannon. 1970. Symptomless resistance of alfalfa to *Meloidogyne incognita* acrita. *Jour. Nematol.* 2:131-134.
- Rhoades, H. L. 1964. Effect of hot water treatment of seed tubers and soil fumigation for control of root knot on yield of caladiums. *Plant Dis. Repr.* 48:568-571.
- Rhoades, H. L. 1970. A comparison of chemical treatments with hot water for control of nematodes in caladium tubers. *Plant Dis. Repr.* 54:411-413.
- Rhoades, H. L. 1976. Effect of *Indigofera hirsuta* on *Belonolaimus longicaudatus*, *Meloidogyne incognita*, and *M. javanica* and subsequent crop yields. *Plant Dis. Repr.* 60:384-386.
- Riffle, J. W. 1963. *Meloidogyne ovalis* (Nematoda:Heteroderidae), a new species of root-knot nematode. *Proc. Helm. Soc. Wash.* 30:287-292.
- Riggs, R. D. and N. N. Winstead. 1959. Studies on resistance in tomato to root-knot nematodes and on the occurrence of pathogenic biotypes. *Phytopathology* 49:716-724.
- Rohde, R. A. 1965. The nature of resistance in plants to nematodes. *Phytopathology* 55:1159-1162.
- Rohde, R. A. and M. A. McClure. 1975. Autoradiography of developing syncytia in cotton roots infected with *Meloidogyne incognita*. *Jour. Nematol.* 7:64-69.
- Saigusa, T. 1957. On the egg development and its morphological observations of the root-knot nematode, *Meloidogyne* spp. *Japanese Jour. of Applied Entomology and Zoology* 1:238-243.
- Santos, M. Susana N. de A. 1967. *Meloidogyne ardenensis* n. sp. (Nematoda:Heteroderidae), a new British species of root-knot nematode. *Nematologica* 13:593-598.
- Sasser, J. N. 1954. Identification and host-parasite relationships of certain root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). *Univ. of Maryland Agr. Exp. Sta. Bull.* A-77:1-31.
- Sasser, J. N., G. B. Lucas, and H. R. Powers, Jr. 1955. The relationship of root-knot nematodes to black-shank resistance in tobacco. *Phytopathology* 45:459-461.
- Sasser, J. N. 1972a. Physiological variation in the genus *Meloidogyne* as determined by differential hosts. *OEPP/EPO Bull. No.* 6:41-48.
- Sasser, J. N. 1972b. Nematode diseases of cotton, pages 187-214. *In: Economic Nematology*, ed. J. M. Webster. Academic Press London and New York.
- Sasser, J. N. 1972c. Managing nematodes by plant breeding, pages 65-80. *In: Proc. Ann. Tall Timbers Conf.*, Feb. 24-25, 1972.
- Sasser, J. N. 1977. Worldwide dissemination and importance of the root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) *Jour. of Nematology* 9:26-29.
- Sasser, J. N. and A. C. Triantaphyllou. 1977. Identification of *Meloidogyne* species and races. *Jour. of Nematology.* 9:283. Abstract.
- Sayre, R. M. 1971. Biotic influences in soil environment. Vol. I, pp. 235-256. *In: Plant Parasitic Nematodes*, eds. B. M. Zuckerman, W. F. Mai and R. A. Rohde. Academic Press, New York and London.
- Siddiqui, I. A. and D. P. Taylor. 1970. The biology of *Meloidogyne naasi*. *Nematologica* 16:133-142.
- Sidhu, G. and J. M. Webster. 1973. Genetic control of resistance in tomato. I. Identification of genes for host resistance to *Meloidogyne incognita*. *Nematologica* 19:546-550.
- Sikora, R. A., K. Sitaramaiah, and R. S. Singh. 1973. Reaction of root-knot nematode-resistant tomato cultivars to *Meloidogyne javanica* in India. *Plant Dis. Repr.* 57:141-143.
- Singh, B. and C. Choudhury. 1973. The chemical characteristics of tomato cultivars resistant to root-knot nematode (*Meloidogyne* spp.). *Nematologica* 19:443-448.
- Singh, B., D. S. Bhatti, and K. Singh. 1974. Resistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in vegetable crops. *Pest Articles and News Summaries* 20:58-67.
- Singh, S. P. 1969. A new plant parasitic nematode (*Meloidogyne lucknowica* n. sp.) from the root galls of *Luffa cylindrica* (sponge gourd) in India. *Zoo. Anz.* 182:259-270.
- Sledge, E. B. and A. M. Golden. 1964. *Hypoperine graminis* (Nematoda: Heteroderidae), a new genus and species of plant-parasitic nematode. *Proc. Helminthol. Soc. of Wash.* 31:83-88.
- Southards, C. J. 1973. A field evaluation of nematode resistant tomato varieties for vine-ripe tomato production. *Tenn. Farm and Home Science* 85:18-20.
- Southards, C. J. and M. F. Priest. 1973. Variation in pathogenicity of seventeen isolates of *Meloidogyne incognita*. *Jour. Nematology* 5:63-67.
- Starr, J. L. and W. F. Mai. 1976. Effect of soil microflora on the interaction of three plant-parasitic nematodes with celery. *Phytopathology* 66:1224-1228.
- Stavley, J. R. and H. W. Crittenden. 1967. Stability and reaction of oat varieties to *Helminthosporium victoriae* and *Meloidogyne incognita* acrita in dual inoculations. *Plant Dis. Repr.* 51:470-472.
- Stokes, W. M. and G. C. Martin. 1954. Attempt to control root-knot nematode by electrical means fails. *Tobacco, October, 1954.* Pp. 73-81.
- Stoll, N. R. 1964. Chairman of Editorial Committee 1964, International Code of Zoological Nomenclature adopted by the XV International Congress of Zoology. Published by the International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- Sturhan, D. 1971. Biological races. Vol. II, pages 51-71. *In: Plant Parasitic Nematodes*, eds. B. M. Zuckerman, W. F. Mai and R. A. Rohde. Academic Press, New York and London.
- Taylor, A. L., V. H. Dropkin, and G. C. Martin. 1955. Perineal patterns of root-knot nematodes. *Phytopathology* 45:26-34.
- Taylor, A. L. 1967. Introduction to Research on Plant Nematology. No. PL/CP/5. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome 00100, Italy.
- Taylor, A. L. 1968. Nematode parasites of rice. Pages 68-80. *In: Tropical Nematology*, eds. G. C. Smart, Jr., and V. G. Perry, Univ. of Florida, Gainesville, Florida.
- Taylor, A. L. and J. N. Sasser. 1978. Experimental and Agronomic Use of Nematicides. International *Meloidogyne* Project, North

- Carolina State University, Raleigh, N. C. 27607.
- Taylor, D. P. and C. Netscher. 1974. An improved technique for preparing perineal patterns of *Meloidogyne* spp. *Nematologica* 20:268-269. Fig. 1.
- Taylor, D. P. and C. Netscher. 1975. Occurrence in Senegal of a biotype of *Meloidogyne javanica* parasitic on strawberry. *Cah. ORSTOM, Biol.* 10:247-249.
- Terenteva, T. G. 1965. A new species of the root-knot nematode *Meloidogyne kirjanovae* n. sp. (Nematoda:Heteroderidae). Materials from Scientific Research Conference, All Union Society of Helminthology 4:277-281.
- Thomas, D. R. 1967. The quiescent center in cultural tomato roots. *Nature (London)* 214:739.
- Thomason, I. J. and H. E. McKinney. 1960. Reaction of cowpeas, *Vigna sinensis*, to root-knot nematodes, *Meloidogyne* spp. *Plant Dis. Reprtr.* 44:51-53.
- Thomason, I. J. and B. Lear. 1961. Rate of reproduction of *Meloidogyne* spp. as influenced by soil temperature. *Phytopathology* 51:520-523.
- Thorne, G. 1940. *Duboscqia penetrans*, n. sp. (Sporozoa, Microsporidia, Nosematidae) a parasite of the nematode *Pratylenchus pratensis* (De Man) Filipjev. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 7:51-53.
- Thorne, G. 1961. *Principles of Nematology*. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, Toronto, London. Page 238.
- Thorne, G. 1969. *Hypsoerine ottersoni* sp. n. (Nematoda:Heteroderidae) infesting canary grass, *Phalaris arundinacea* (L.) Reed in Wisconsin. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 36:98-102.
- Todd, F. A. 1976a. Extension Research on Wheels. N. C. Agr. Ext. Service, N. C. State University, Raleigh, N. C. Dec., 1976. AG-51.
- Todd, F. A. 1976b. Tobacco disease control practices for 1977. Pages 42-59 in 1977 Tobacco Information. N. C. Extension Service, N. C. State University, Raleigh, N. C.
- Triantaphyllou, A. C. and H. Hirschmann. 1960. Post infection development of *Meloidogyne incognita* Chitwood. 1949. *Ann. Inst. Phytopathologique Benaki* 3:1-11.
- Triantaphyllou, A. C. and J. N. Sasser. 1960. Variations in perineal patterns and host specificity of *Meloidogyne incognita*. *Phytopathology* 50:724-735.
- Triantaphyllou, A. C. 1962. Oogenesis in the root-knot nematode *Meloidogyne javanica*. *Nematologica* 7:105-115.
- Triantaphyllou, A. C. 1963. Polyploidy and parthenogenesis in the root-knot nematode *Meloidogyne arenaria*. *Jour. Morphology* 113:489-500.
- Triantaphyllou, A. C. 1966. Polyploidy and reproductive patterns in the root-knot nematode *Meloidogyne hapla*. *Jour. Morphology* 118:403-414.
- Triantaphyllou, A. C. 1969. Gametogenesis and chromosomes of two root-knot nematodes, *Meloidogyne graminicola* and *M. naasi*. *Jour. of Nematology* 1:62-71.
- Triantaphyllou, A. C. 1970. Cytogenetic aspects of evolution of family Heteroderidae. *Jour. Nematology* 2:26-32.
- Triantaphyllou, A. C. 1971. Genetics and cytology. Vol. II. pages 1-34. *In: Plant Parasitic Nematodes*, eds. B. M. Zuckerman, W. F. Mai, and R. A. Rohde. Academic Press, New York and London.
- Triantaphyllou, A. C. 1973. Gametogenesis and reproduction of *Meloidogyne graminis* and *M. ottersoni* (Nematoda:Heteroderidae). *Jour. Nematology* 5:84-87.
- Triantaphyllou, A. C. and R. S. Hussey. 1973. Modern approaches in the study of relationships in the genus *Meloidogyne*. *OEPP/EPP* 9:61-66.
- Van Gundy, S. D., I. J. Thomason, and R. L. Rackman. 1959. The reaction of three citrus spp. to three *Meloidogyne* spp. *Plant Dis. Reprtr.* 43:970-971.
- Van Gundy, S. D. and L. H. Stolzy. 1961. Influence of soil oxygen concentrations on the development of *Meloidogyne javanica*. *Science* 134:665-666.
- Van Gundy, S. D., A. F. Bird, and H. R. Wallace. 1967. Aging and starvation in larvae of *Meloidogyne javanica* and *Tylenchulus semipenetrans*. *Phytopathology* 57:559-571.
- Viglierchio, D. R. and B. F. Lownsbery. 1960. The hatching response of *Meloidogyne* species to the emanations from the roots of germinating tomatoes. *Nematologica* 5:153-157.
- Wallace, H. R. 1964. *The Biology of Plant Parasitic Nematodes*. St. Martin's Press, New York. Pages 62-69.
- Wallace, H. R. 1966. The influence of moisture stress on the development, hatch and survival of eggs of *Meloidogyne javanica*. *Nematologica* 12:57-69.
- Wallace, H. R. 1971. Abiotic influences in the soil environment. Vol. I, pages 257-280. *In: Plant Parasitic Nematodes*, eds. B. M. Zuckerman, W. F. Mai, and R. A. Rohde. Academic Press, New York and London.
- Wallace, H. R. 1973. *Nematode Ecology and Plant Disease*. Edward Arnold, London, Page 108.
- Wallace, H. R. 1974. The influences of root-knot nematode, *Meloidogyne javanica* on photosynthesis and on nutrient demand by roots of tomato plants. *Nematologica* 20:27-33.
- Webster, J. M. 1972. Nematodes and biological control. Pages 469-496. *In: Economic Nematology*, ed. J. M. Webster. Academic Press Inc., London and New York.
- Wester, R. E., H. B. Cordner, and P. H. Massey, Jr. 1958. *Nemagreen—a new lima*. Amer. Veg. Grower, May.
- Whitehead, A. G. 1959. The root-knot nematodes of East Africa. I. *Meloidogyne africana* n. sp. a parasite from Arabica coffee (*Coffea arabica* L.). *Nematologica* 4:272-278.
- Whitehead, A. G. 1968. Taxonomy of *Meloidogyne* (Nematoda:Heteroderidae) with descriptions of four new species. *Trans. Zool. Soc., London* 31:263-401.
- Whitehead, A. G. 1969. Nematodes attacking coffee, tea and cocoa and their control. Pages 238-250. *In: Nematodes of Tropical Crops*, ed. J. E. Peachey. Tech. Commun. Commonw. Bur. Helminth. No. 40.
- Winstead, N. N. and R. D. Riggs. 1963. Stability of pathogenicity of B biotypes of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* on tomato. *Plant Dis. Reprtr.* 47:870-871.
- Wong, T. K. and W. F. Mai. 1973. *Meloidogyne hapla* in organic soil: Effect of environment on hatch, movement and root invasion. *Jour. Nematology* 5:130-138.
- Wouts, W. M. 1973. A revision of the family Heteroderidae (Nematoda: Tylenchoidea). *Nematologica* 18:439-446. Note: Dated 1972, but published in 1973.
- Wyllie, T. D. and P. D. Taylor. 1960. *Phytophthora* root rot of soybeans as affected by soil temperature and *Meloidogyne hapla*. *Plant Dis. Reprtr.* 44:543-545.